

E. . . Hanke . . .

Giessen 1971 .



Digitized by the Internet Archive
in 2026

KOPF- UND GEHIRNENTWICKLUNG BEIM EMBRYO VON
CANTHARIS FUSCA L.(COLEOPT.)
UND VERGLEICHENDE BETRACHTUNG DES ARTIKULATENKOPFES

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der
Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Justus Liebig-Universität Giessen

vorgelegt von:

Erwin Hapke
aus
Fröndenberg-Ardey

Giessen 1969



Dekan: Prof. Dr. G. EDER

1. Berichterstatter: Prof. Dr. H. SCHERF

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. h. c. W. E. ANKEL

Tag der mündlichen Prüfung: 15.1.1971

KOPF- UND GEHIRNENTWICKLUNG BEIM EMBRYO VON
CANTHARIS FUSCA L.(COLEOPT.)
 UND VERGLEICHENDE BETRACHTUNG DES ARTIKULATENKOPFES

INHALT

	Seite
A. Einleitung.....	2
B. Material und Methode.....	5
C. Beschreibender Teil	
1. Entstehung der Keimanlage.....	7
2. Ausbildung der Kopflappen.....	9
3. Die Segmentierung des Keimstreifvorderendes.....	13
4. Übersicht über die Weiterentwicklung der Kopfregion.....	15
5. Entstehung der Stomodäalanlage.....	21
6. Bildung des Stomodäum.....	24
7. Das Entoderm.....	26
8. Das stomatogastrische Nervensystem.....	27
9. Die "Tritocerebralkommissur".....	32
10. Die Gehirnentwicklung.....	36
11. Rückblick auf die wichtigsten Kopfbildungs- Vorgänge beim Embryo von <i>Cantharis</i>	43
D. Vergleichende Betrachtungen.....	49
1. Vergleich von Tracheaten- und Polychaetenkopf anhand der für <i>Cantharis</i> erarbeiteten Ergebnisse.....	49
2. Vergleich des durch <i>Cantharis</i> repräsentierten Tra- cheatenkopfes mit dem Kopf der übrigen Arthropoden.....	64
a) Vergleich des Crustaceenkopfes mit dem Kopf der Polychaeten.....	65
b) Vergleich des Cheliceratenkopfes mit dem Kopf der Polychaeten.....	70
3. Vergleichende Betrachtungen - Rückblick.....	73
Zusammenfassung der Hauptergebnisse.....	77
Nachtrag.....	80
Literatur.....	82
Erläuterung der Abbildungen.....	87
Verzeichnis der Abkürzungen.....	98
Bildtafeln.....	99

A. Einleitung

Die Frage nach den Bauprinzipien des Artikulatenkopfes ist von Anfang an ein Zentralproblem der Embryologie gewesen, da sich nur bei genauester Kenntnis der Kopfbauverhältnisse die Verwandtschafts-Beziehungen zwischen den Artikulaten sicher beurteilen lassen und gerade die Embryologie hierzu einen wichtigen Beitrag liefern kann. Dementsprechend sind diesem Problem auch bereits zahlreiche embryologische Untersuchungen gewidmet worden, mit dem jedoch stets gleichbleibenden Resultat, daß der Arthropodenkopf - zumal der Insektenkopf als höchstentwickelte Kopfform der Artikulaten - vielfach segmentiert sei und vom unsegmentierten Polychaetenkopf durch Cephalisierung somatischer Segmente abgeleitet werden müsse.

Derart allgemein formuliert ist diese Ansicht unbestreitbar, da sich die drei Gnathalsegmente völlig zweifelsfrei als cephalisierte Metameren erweisen. Fraglich bleibt aber die Deutung des prämandibularen Kopfbereiches. Auch dort findet man beim Embryo noch metamere Strukturen (Ektodermhöckerchen, Mesodermgrüppchen und die Knospen der Kopfanhänge), deren Interpretation jedoch sehr problematisch ist. Obgleich diese Strukturen keine (im Sinne der segmentierten Körperregionen) eindeutigen Segmentkriterien darstellen, haben alle Embryologen sie dennoch stets als Rudimente cephalisierter Segmente aufgefaßt. In Wirklichkeit ist es aber eher eine Ermessensfrage als eine Frage exakter Erkenntnis, ob überhaupt und - wenn ja - wieviele Segmente ein Betrachter im Procephalon gelten lassen will.

Die zahlreichen einander widersprechenden Kopfsegmentierungstheorien verdeutlichen das besonders gut: Während die heute gültige Lehrmeinung (HEYMONS, 1901; TIEGS, 1940; WEBER, 1952; SIEWING, 1963; MATSUDA, 1965) zwischen Akron und Mandibelsegment im wesentlichen nur noch zwei weitere Segmente gelten läßt (das Antennen- und das Intercalarsegment, gelegentlich auch noch ein Präantennalsegment), besteht derselbe Bereich nach WIESMANN-ROONWAL aus vier Segmenten (dem Labral-, dem Präantennal-, dem Antennal- und dem Intercalarsegment), nach HOLMGREN-HANSTRÖM-SNODGRASS aber nur aus einem einzigen (dem Intercalarsegment), während Du PORTE (1963)

sogar schon die Segmentnatur der Intercalarregion anzweifelt. Dieses übermäßig weitgestreute Spektrum der Ansichten (vgl. z.B. MATSUDA, 1965) zeigt, wie wenig die Theorie von der Segmentierung des Procephalon als gesichert gelten kann.

Nun gibt es einerseits Verdachtsmomente, die in der Tat zur Vermutung einer Kopfsegmentierung im weiteren Sinne Anlaß bieten. Das gilt insbesondere für die bei den Embryonen fast aller Arthropoden nachweisbare Gliederung im Procephalon, zumal dann, wenn man diese Gliederung in Zusammenhang bringt mit Cephalisierungs-Tendenzen bei verschiedenen Polychaeten.

Andererseits gibt es für eine solche Annahme jedoch keine unmittelbar überzeugende Rechtfertigung, bzw. nicht die geringste sachlich zwingende Notwendigkeit: So ließe sich die progressive Gehirnentwicklung in der Artikulatenreihe durch verstärkte Neuroblastenbildung im Kopfbereich ebensogut erklären wie durch Cephalisierung somatischer Ganglien. Die Kopfanhänge im Procephalon der Arthropoden müssen - wie Kap. D2a zeigen wird - keineswegs unbedingt als segmentale Extremitäten gedeutet werden. Und die Cephalisierungs-Tendenzen am Vorderende der Polychaeten brauchen keineswegs notwendigerweise ein für alle Artikulaten gültiges Gestaltungsprinzip darzustellen, sondern könnten genausogut als blind endende Entwicklungslinien innerhalb dieser vielgestaltigen Gruppe aufgefaßt werden.

Insgesamt finden sich keine zwingenden Argumente für die Segmentierung des Insekten-Procephalon, und dennoch hat man niemals eine andere Deutung ernsthaft erwogen, eine Einseitigkeit, die den Blick für andere gleichfalls naheliegende Erklärungsmöglichkeiten verstellt und eine objektive Beurteilung der zur Diskussion stehenden Fragen erschwert.

Um dieser Einseitigkeit entgegenzuwirken, wurde in der vorliegenden Arbeit untersucht, ob sich das Procephalon nicht auch ohne Zuhilfenahme einer Segmentierung sinnvoll interpretieren läßt. Dabei gelangten wir zu Schlußfolgerungen, die den theoretischen Erwägungen von Du PORTE (1963) am nächsten stehen und die zeigen, daß eine derartige Annahme auch aus der Sicht des Praktikers durchaus vertretbar ist. Freilich ist die hier ebenso wie in den meisten anderen embryologischen Untersuchungen benutzte morphologisch-anatomische Methode - das sei ein-

schränkend gesagt - den zur Diskussion stehenden Problemen eigentlich nicht mehr voll angemessen. Nur experimentelle Beweisführung könnte weiterhelfen. Da vorliegende Arbeit jedoch von vorneherein morphologisch-anatomisch angelegt war, mußte - mit Rücksicht auf eine dafür erforderliche, viel Zeit beanspruchende Einarbeitung in die sehr diffizile Methodik von Extraovativversuchen und das Erproben geeigneter Markierungsmethoden⁺ - auf eine solche Ausweitung verzichtet werden. Zudem ist Cantharis infolge jahreszeitlich zu stark eingeschränkter Materialbeschaffungs-Möglichkeit für derartige Versuche ungeeignet.

Vorliegende Untersuchung beschränkt sich daher auf eine gründliche morphologische Analyse der Kopflappenstrukturen an einer möglichst lückenlosen Serie von Embryonalstadien. Dabei ergab sich eine Gesamtübersicht der äußerlich verfolgbaren Kopfentwicklung, wie sie in embryologischen Arbeiten gewöhnlich nicht erreicht wird, weil die meisten derselben zu stark auf histologischen Befunden basieren und daher viele Gesamtzusammenhänge im unklaren lassen.

So gelang es, die Bewegungsvorgänge bei der Kopfentwicklung von Cantharis genau zu registrieren, insbesondere aber einige neue Aspekte von der Entstehung des Nervensystems zu gewinnen, die es ermöglichten, die Annahme eines unsegmentierten Procephalon embryologisch zu fundieren. Zwar lassen sich - wie erwähnt - noch keine letztgültigen Ergebnisse ermitteln, weil die zur Verfügung stehenden Untersuchungsmethoden zu wenig exakt sind, doch glaube ich, hier dennoch für die neue Deutungsmöglichkeit des Insektenkopfes wichtige Argumente liefern zu können.

Unter den hier interessierenden Aspekten verdienen von den vorhandenen embryologischen Arbeiten nur drei eine nähere Erwähnung: Die Untersuchungen von PATTEN (1888), SMRECZYNSKI (1932) und von BRUCKMOSER (1965). Zwar findet man in nahezu jeder ande-

+ Hier wäre eine Markierungsmethode wünschenswert, die es gestattet, bestimmte Zellgruppen (z.B. K₁ in Abb. 10) zu kennzeichnen und später (etwa im Stadium der Abb. 14) wiederzufinden. Ausschaltungsexperimente hingegen dürften infolge zu erwartender Kompensationsvorgänge kaum erfolgversprechend sein.

ren embryologischen Arbeit ebenfalls Hinweise auf die Kopfentwicklung, doch handelt es sich dabei meist um allgemeine Ergebnisse, die bei speziellen Untersuchungen nebenher abgefallen und daher nicht ausführlich genug sind oder aber in keinen sinnvollen Gesamtzusammenhang gestellt werden können. (Letzteres gilt zumal für Untersuchungen, die stark überwiegend oder ausschließlich auf histologischen Ergebnissen fußen.)

PATTEN(l.c.) untersuchte die Embryonalstadien von *Acilius* (Coleopt.) unter besonderer Berücksichtigung der Augenentwicklung. Die in diesem Zusammenhang ermittelten Befunde zur Gehirnentwicklung sind infolge der ungewöhnlich zahlreich vorhandenen Augenanlagen weithin atypisch. Immerhin liefert PATTEN die ausführlichsten von einem Käfer bekannten Abbildungen der äußerlich verfolgbaren Kopf- und Gehirnentwicklung.

Die Untersuchungen SMRECZYNSKI's(l.c.) am Embryo von *Silpha* (Coleopt.) sind besonders wichtig im Hinblick auf die frühesten Entwicklungsvorgänge am Keimstreifvorderende. Die Gehirnentwicklung läßt dieser Autor aber leider unberücksichtigt.

BRUCKMOSER(l.c.) schließlich liefert erstmals eine ausführliche Darstellung aller Bewegungsvorgänge bei der Kopfentwicklung (Untersuchungsobjekt: *Orchesella*, *Collembola*). Wichtigstes Ergebnis ist jedoch eine erstmals sinnvolle Deutung der Stomodäalentwicklung. Die Entstehung des Gehirns bleibt leider ebenfalls unberücksichtigt.

Beachtenswert sind auch die Arbeiten von WHEELER(1889), HEIDER(1889) und TIEGS(1940).

Besonderen Dank für Unterstützung dieser Arbeit schulde ich Herrn Prof. Dr. H. SCHERF, Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. W. E. ANKEL danke ich für den Arbeitsplatz im Zoologischen Institut sowie für das Interesse an dieser Untersuchung. Für Überlassung des Arbeitsplatzes danke ich ferner auch Herrn Prof. Dr. A. WESSING. Nicht zuletzt wurde diese Arbeit durch ein Darlehen der STUDENTISCHEN DARLEHNSKASSE HESSEN ermöglicht.

B. Material und Methode

Cantharis fusca - Imagines sammelte ich von Mitte Mai bis Anfang Juni in der Umgebung von GIESSEN ein und setzte sie paarweise in Gläser. Diese enthielten am Boden eine drei cm hohe Schicht gesiebter, feuchter, leicht angedrückter Gartenerde sowie

einen verzweigten Kletterast und wurden oben mit einem Leinentuch verschlossen. Täglich wurden die Tiere mit Apfelstückchen und kleinen Stückchen zerschnittener Mehlwürmer gefüttert. Zur Zeit des Reifungsfraßes ist Fleischnahrung für die ♀♀ unentbehrlich, mangels dieser sie sich sonst am Kopulationspartner vergreifen.

Die Eier werden gewöhnlich in den frühen Abend- und Nachtstunden abgelegt. Das ♀ gräbt dazu eine Röhre in den Erdboden und legt auf deren Grund das Eipaket ab. Die Erdröhre wird anschließend wieder sorgfältig zugeschüttet, doch ist die Ablagestelle an der aufgelockerten Erde daselbst leicht wiederzufinden.

Zur kontrollierten Weiterzucht gräbt man die Eiballen aus, säubert sie von anhaftender Erde und legt sie in eine Petrischale auf triefend nasses Fließpapier. Zum Befeuchten des Fließpapiers benutzte ich abgestandenes Leitungswasser, dem ein wenig "NIPAGIN" beigefügt worden war. Dieses Fungistaticum verhinderte in der Regel eine Verpilzung der Kultur, es sei denn, den Eipaketen haftete allzuviel Erde an.

Die Eigröße variiert nach JANSEN (1963) bei *Cantharis fusca* zwischen minimal 0,52x0,41 und maximal 0,75x0,63 mm, fixierte Eier schrumpfen jedoch und sind gewöhnlich nicht länger als 0,5 mm.

Zur Fixierung eignete sich erhitztes Petrunkewitsch-Gemisch (ROMEIS, 1948, §341) besonders gut. Die Eier wurden darin meist nur kurze Zeit fixiert (bis zu einer Stunde), aber auch eine längere Aufenthaltsdauer ergab noch nicht sogleich negative Effekte. Dasselbe gilt für Duboscq-Brasil-Gemisch (ROMEIS, 1948, §308), welches besonders gut für spätere Entwicklungsstadien geeignet ist. Die letztgenannte Fixierungsart bietet den Vorteil einer sehr geringen Gewebeverzerrung, doch lassen sich damit keine kräftigen Färbungen erreichen.

Die Eier wurden vor dem Mikrotomieren mit Hilfe zweier Präpariernadeln geschält oder angestochen, mit Eosin leicht angefärbt und über Methylbenzoat-Benzol in Paraffin (57-60°) eingebettet. Die aufgeblockten und leicht angeschnittenen Eier ließ ich für 24 Stunden in 30%igem Alkohol weichen, bevor sie in 7-10µ-Schnitte zerlegt wurden. Petrunkewitsch-Material farbte ich mit Eisen-Haematoxylin nach Heidenhain, Duboscq-Material mit

Haematoxylin nach Delafield.

Die Untersuchung der Totalpräparate erfolgte mit einem Präpariermikroskop bei Streiflicht in einem behelfsmäßigen Dunkelfeld. Dazu wurde eine flache halbkugelig-gerundete Glasschale von 6 x 2 cm benutzt, die zur Hälfte mit schwarz gefärbtem Wachs ausgegossen war. Nachdem mit einer Nadel in die Wachsoberfläche eine scharfrandige Vertiefung von der Größe eines Cantharis-Eies eingedrückt worden war, ließen sich die zu untersuchenden Eier so in diese Grube einlegen, daß nur die gewünschte Beobachtungsregion durch das seitlich auffallende, über die Grubenkante hinwegstreichende Licht getroffen wurde. In dem so erzeugten "Dunkelfeld" ließen sich auch an ungefärbten geschälten Eiern noch allerfeinste Oberflächenstrukturen wahrnehmen.

Durch die bei BRUCKMOSER(1965) beschriebene Oberflächen-Färbemethode (siehe dort Genaueres) sind gleichfalls gute Resultate zu erzielen. Die geschälten Eier färbt man nur sehr kurz (etwa 6-9 Sec.) mit Weigert-Eisenhaematoxylin (ROMEIS, 1948, §677) und bringt sie anschließend sofort in Leitungswasser. Auf diese Weise entsteht - wenn die Färbedauer richtig gewählt wurde - ein kontrastreiches Präparat, in dem die Erhebungen der Keimstreifoberfläche dunkel gefärbt sind, während alle Vertiefungen ungefärbt, also hell bleiben. Die so behandelten Präparate untersucht man zweckmäßigerweise bei seitlicher Beleuchtung in Paraffinöl. (Die Zeichnungen - vgl. Anhang - wurden sämtlich mit dem Abbeschen Zeichenspiegel entworfen.)

C. Beschreibender Teil

1. Entstehung der Keimanlage

Die Entstehung der Keimanlage (KA) wird im Präblastodermstadium dadurch eingeleitet, daß die Energiden des vegetativen Pols, welche an Größe die der übrigen Eioberfläche ganz erheblich übertreffen, im Dotter versinken und sich auflösen (sog. primäres Dorsalorgan). Erst nachdem die so entstandene energiden- bzw. zellkernfreie Kalotte des vegetativen Pols erneut von den Randbezirken aus besiedelt worden ist, kann von einem echten, die ganze Eioberfläche gleichmäßig überziehenden Blastoderm gesprochen werden. Schnittpräparate zeigen aber, daß der zuletzt

Überwachsene Teil der Eioberfläche bereits aus stärker abgeplatteten Zellen besteht, von denen ausgehend - wie die Weiterentwicklung zeigt - schließlich die Serosa entsteht.

Zunächst besteht nur die Kalotte des vegetativen Pols bis auf nahezu ein Drittel der Eilänge ringsum aus derartig abgeflachten Zellen. Diese Region erweitert sich aber, bis sie insgesamt zwei Drittel der einen Eilängsseite einnimmt (bis H in Abb. 1) und damit das Blastoderm erstmals deutlich in KA und Serosa unterteilt. Gleichzeitig senkt sich die Primitivrinne ein, womit das Ausgangsstadium für die hier weiter interessierenden Vorgänge erreicht ist (vgl. Abb. 1):

Das Vorderende V der KA liegt um etwa ein Drittel der Eilänge vom vegetativen Pol (veg. P) entfernt. Die KA reicht von hier über den animalen Pol hinweg bis H in Abb. 1 und beansprucht damit noch ungefähr ein Drittel der gegenüberliegenden Eilängsseite. KA und Serosa nehmen je also etwa die Hälfte der Eioberfläche ein, sind aber außer am Vorderrande der KA noch nirgends deutlich voneinander abgegrenzt.

Die Primitivrinne PR durchzieht die KA von deren Vorderrand bis zum animalen Pol und endet dort in einer kleinen kreisrunden Grube, ohne den Hinterrand H der KA zu erreichen. Sie tritt zuallererst im Bereich von F_2 (Abb. 1) hervor, unabhängig von der genannten Grube, als breite, langgestreckte Vertiefung (etwa dem in Abb. 1 sichtbaren Abschnitt der PR zwischen F_1 und F_2 entsprechend). Diese PR-Initiale verlängert sich beidseitig in Richtung auf die Eipole, wobei sie zuerst die Grube am animalen Pol und in Gegenrichtung bald auch den Vorderrand der KA erreicht (Abb. 1).

In diesem Stadium ist die PR vorne noch flach und breit, weiter hinten aber bereits schmal und tief. Von hinten nach vorne fortschreitend verengt sie sich dann aber in ihrer ganzen Ausdehnung, bis ihre Ränder median zusammenstoßen. Dieser Prozeß verzögert sich nur im vordersten Abschnitt (vgl. Abb. 2, 3, 4) und wird hier erst kurz vor der endgültigen Verwachsung der PR-Ränder nachgeholt (Abb. 7).

Die oben erwähnte kreisförmige Grube der PR stellt die Anlage der teloblastischen Wachstumszone dar, die alle noch nicht in der primären KA enthaltenen Körperregionen des Embryo durch Sprossung erzeugt. Sie entsteht viel früher als die PR, je-

doch ein wenig später als das "primäre Dorsalorgan", und zwar als knopfförmige Verdickung am animalen Pol. Die zentralen Teile dieser Verdickung stülpen sich zu einer Grube ein, die nach und nach zu einem quer zur PR verlaufenden Spalt (Abb. 5, h. Amnh.) von der Breite des zu bildenden Keimstreifs (Abb. 8, ff) erweitert wird und die schließlich als hohler Schlauch in den Dotter hineinwächst (vgl. Abb. 19, 20, Kstre). Die periphere Seite dieses Schlauches stellt das hintere Amnion dar (h. Amn., Abb. 5, 6, 7, 19, 20), die zentralwärts gerichtete Wand den Embryo und der Schlauchhohlraum die hintere Amnionhöhle (h. Amnh., Abb. 5, 6, 7).

Die beiden vordersten Ansatzstellen der hinteren Amnionfalte (Gr., Abb. 6, 7, 19, 20) sind wichtige Marken zur Abgrenzung der primären von den sekundären (teloblastisch erzeugten) Embryoregionen. Diese Grenzzone selbst, die den Vorderrand der primären Proliferationsgrube repräsentiert, wird später zum Mandibelsegment (vgl. Abb. 6, 7 mit Abb. 8 ff), dessen Vorderrand also mit der Grenze zwischen primärer KA und proliferiertem Material identisch ist.

2. Ausbildung der Kopflappen

In diesem Kapitel soll gezeigt werden, wie sich aus der einfachen KA in Abb. 1 nach und nach die Kopflappen entwickeln (vgl. Abb. 8, 9, 10), ein Vorgang, der nur schwierig zu verfolgen ist, weil der Embryo gleichzeitig von der Amnionfalte überwachsen wird und weil die KA zudem in dieser Entwicklungsphase sehr unübersichtlich gefaltet ist. Daher ist von diesen allerfrühesten Differenzierungs-Vorgängen am Vorderende der KA und über die dabei ablaufenden Bewegungen nur wenig bekannt. Lediglich SMRECZYNSKI (1932) teilt einige diesbezügliche Ergebnisse mit, doch sind diese unvollständig und z.T. auch unzutreffend.

Wie schon erwähnt, entspricht der prämandibulare Teil des Keimstreifs (vgl. Abb. 9, 10) der primären KA und der postmandibulare dem teloblastisch erzeugten sekundären Abschnitt. Die ganze in Abb. 1 sichtbare KA stellt demnach präsumptives Kopflappenmaterial dar, das während der Kopflappen-Bildungsphase in die flächenmäßig viel kleineren Kopflappen umgewandelt wird. Wie dazu notwendige Verkleinerung der KA erfolgt einmal durch fort-

schreitende Konzentrierung der KA am animalen Pol (vgl. die Entfernung von V bis veg. P. in Abb. 1 mit dem Abstand des Keimstreif-Vorderendes zum vegetativen Pol in Abb. 19, 20) und zum anderen durch Verwendung der KA-Randbezirke zur Bildung der Amnionfalte. Einzelheiten darüber seien nun ausführlicher dargelegt:

Anfangs ist die KA ringsum noch ohne scharfe Begrenzung. Eine solche entsteht erst mit der Amnionfurche (Amn fu, Abb. 2-5), die das Areal der KA (Abb. 1) in Embryonal- und Amnionmaterial sondert. Zunächst ist die Amnionfurche nur am Vorderrand der KA (vgl. Abb. 1, V) ausgebildet, und zwar als sehr schmale, nur schwach erkennbare Rinne, die sich aber bereits hier seitwärts zu erweitern beginnt (Abb. 1, Amn fu) und schließlich zu einer breiten, die laterale Kopflappenbegrenzung bildenden Furche ausdehnt (vgl. Abb. 2-5 und 7, Amn fu).

Die vordere Amnionfalte entsteht sodann, indem sich Apical- und Lateralrand der Amnionfurche (Abb. 2, 3, Amn fu) als Duplikatur auffalten. Deren allererste Anlage ist paarig (vgl. Abb. 2, v. Amn), doch verwachsen die paarigen Anlagen bald zu einer durchgehenden Front, deren caudad vorauseilende Seitenränder in den Hinterrand der KA (Abb. 19, H) auslaufen. Indem sich dann das kragenartig über die hintere Amnionfalte gebogene Hinterende der primären KA (Abb. 19, h. Amn bis H) scheinbar apicalwärts vorstülpt (tatsächlich finden hier Wachstumsvorgänge statt), werden die vordere und die hintere Amnionfalte zu einer gemeinsamen, frei emporragenden Ringfalte vereinigt (Abb. 6, 7). Der vom Amnion noch nicht überzogene Bereich des Keimstreifs bildet jetzt nur noch einen kleinen, von der Ringfalte umgebenen, kreisförmigen Amnioporus (Abb. 8, Amn po), der durch konzentrisches Wachstum bald vollständig geschlossen wird. Damit ist die Ausbildung eines kontinuierlichen Amnion vollendet.

Soweit sind diese Vorgänge bereits allgemein bekannt und eigentlich gar nicht mehr erwähnenswert. Eine wichtige Besonderheit im Medianbereich der vorderen Amnionfalte ist aber bisher noch unbeachtet geblieben, denn im Gegensatz zu den lateralen Bereichen derselben, die sich durch Wachstum an ihrer caudalwärts vorrückenden Front verlängern, entsteht der mediane Abschnitt der vorderen Amnionfalte ohne Wachstumsvorgänge, lediglich durch ein Empor- und Caudalwärtsbiegen der in Abb. 2-4 sichtbaren medio-apicalen Region der KA (vgl. Abb. 3b und 8b miteinander). Dabei

entsteht in diesem Bereich ein Spalt (Abb.6-8,Msp),der die KA median völlig zerteilt (Abb.8),während das ursprünglich dort liegende Zellmaterial am Caudalende dieses Spaltes aufgestaut wird und hier die allerfrüheste Anlage des Stomodäum (Abb.7,8, Stoma) bildet (vgl.Kap.5).

Eine weitere bislang noch unbekannte Besonderheit am Vorderrand der KA ist das Auftreten der Apicallappen (Abb.2,Ap). Nur selten sind diese zwar so deutlich ausgebildet wie in Abb. 2,Joch ist deren Vorhandensein nichtsdestoweniger unbezweifelbar.Sie entstehen zugleich mit der Amnionfurche,indem eine besondere Transversalfurche (Abb.2,Cerf) aus der KA jederseits der Mediane ein segmentartiges Stück herausschneidet.

Die hier erstmals erkennbaren Apicallappen lassen sich kontinuierlich weiterverfolgen und später in entsprechenden Positionen wiederfinden:Deren mediane Bereiche erweisen sich dabei als Teile der Labralanlagen (Abb.8-10,ff,Lbra),während die lateralen an der Gehirnbildung beteiligt sind (Abb.8,9,ff,Ap). Die Transversalfurchen jederseits (Abb.2,Cerf) stellen ebenfalls Teile der Gehirnanlagen dar (Abb.8,9,ff,Cerf,vgl.kap.10), weshalb sie als Cerebralfurchen bezeichnet seien.

Auf Stadium der Abb.2 folgend werden die Apicallappen zunächst noch einmal undeutlich.Nur die medianen Abschnitte bleiben als knotenförmige Bildungen ständig äußerlich erkennbar (Abb.3,4,5,7,8,Lbra),die lateralen Bereiche versinken dagegen vorübergehend in der vorderen Amnionfurche (vgl.Abb.2,3) und werden hier gegen deren Vorderrand gerückt (Abb.3,4,7,8,Ap),als sollten sie zur Bildung der Amnionfalte Verwendung finden.

Das Vorrücken der seitlichen Apicalplatten-Bereiche und deren Eingliederung in den Boden der Amnionfurche kennzeichnen den Beginn eines weiterführenden Vorganges,der die lateralen Regionen der KA erfasst und diese - von vorne nach hinten fortschreitend - in eine tiefer dotterwärts gelegene Ebene drängt. Zunächst werden davon nur die Seitenteile der Apicalplatten erfasst,dann aber auch die caudalwärts der Cerebralfurchen gelegenen Regionen,die auf diese Weise nach und nach zungenförmig "ausgewalzt" werden (Abb.3,4,19,Kl),bis seitlich die Kopflappen (Abb.6,7,Kl) hervortreten.Allerdings sind die Kopflappen caudalwärts noch nicht endgültig abgegrenzt,sondern lediglich seitwärts niedergedrückte Teile der primären KA.

In diesem Stadium ist das Vorderende der KA sehr unübersichtlich gefaltet (vgl.dazu Beschreibung zu Abb.20).

Das Hervortreten der Kopflappen ist in bemerkenswerter Weise mit der caudad auswachsenden vorderen Amnionfront koordiniert:Wie man aus Abb.3,4,7,19,20 entnehmen kann,läuft nämlich die Begrenzungslinie zwischen den jeweils abgesenkten Kopflappenregionen und den unveränderten (weiter caudalwärts gelegenen) Keimbereichen stets in einigem Abstand parallel zur Amnionfront(v.Amn) vor dieser her.Dadurch entsteht der Eindruck, als "duckt" sich die KA jeweils unter die caudalwärts vorrückende Amnionfalte,um dem Amnion ein besseres Überwachsen zu ermöglichen.

Die Kopflappen treten nun zwar schon deutlich hervor(Abb. 7,Kl),sind aber mit dem übrigen Keimstreif noch immer kontinuierlich verbunden.Die definitive Abgrenzung beider erfolgt erst in einem weiteren Arbeitsgang,mit dem zugleich auch die bis jetzt entstandene Kopflappenform "fixiert" wird.

Diese"Fixierung"besteht aus einem neuerlichen Prägevorgang,der das mannigfach gebogene Vorderende der KA(Abb.20,7) wieder in die ursprüngliche Ebene - parallel zur Eioberfläche - zurückbringt.Anstatt jedoch dabei die Ausgangssituation von Abb.1 wiederherzustellen,werden die Kopflappen in ihrer mit Abb.7 erreichten Position festgehalten und einzelne Differenzierungen derselben sogar noch stärker ausgeprägt(Abb.8,9,ff).

Der Fixierungsvorgang wirkt sich in den verschiedenen Bereichen des Keimstreifvorderendes unterschiedlich aus:Manche Strukturen werden in dem mit Abb.7 erreichten Zustand stabilisiert,andere im Sinne ihrer bisherigen Tendenz verstärkt weitergebildet,wieder andere aber reduziert.So werden Medianspalt und Labralanlagen(Lbra) stabilisiert (vgl.Abb.7,8),die seitlichen Apicalplatten-Bereiche(Ap)und die Cerebralfurchen(Cerf) hingegen auf das Stadium der Abb.2 reduziert(vgl.Abb.7 mit Abb.8 und Abb.2)und die Amnionfurchen gar so stark reduziert, daß sie fast verschwindet und das Amnion der KA nun dicht anliegt.In ihrer Entwicklungstendenz besonders gefördert werden vor allem die Kopflappen und die Intercalarregion(vgl.Abb.7,8, 9).

Die Ausbildung der Kopflappen erfolgt also in zwei antagonistischen Prägephasen,deren Mechanismus im wesentlichen auf

Dehnungsvorgänge zurückzuführen ist. Das gilt zumal für den Bereich der Postantennenfurche (Abb. 8, 9), in dem die Kopflappen und mit ihnen die Antennenkomplexe von der Intercalarregion abgetrennt werden. Im medianen Intercalarbereich wirken sich diese Vorgänge als longitudinale Streckung aus (vgl. Abb. 7, 8 mit Abb. 9, 10).

3. Die Segmentierung des Keimstreif-Vorderendes

Mit Stadium der Abb. 9-10 sind die Kopflappen fertig ausgebildet und gegliedert, und alle Organanlagen liegen - wie später nie mehr - in übersichtlichster Weise vor dem Betrachter. Soll die Frage der Kopfsegmentierung diskutiert werden, so muß es hier geschehen!

Nach den Angaben der zuständigen Literatur müßten auf das Mandibelsegment - nach vorne fortschreitend - mindestens ein Intercalarsegment, ein Antennensegment und das Akron folgen, möglicherweise gar noch ein Präantennen- und ein Labralsegment, mit folgenden kennzeichnenden Indizien:

Intercalarsegment - eine paarige Ganglienanlage und evtl. paarige transitorische Extremitätenknospen unmittelbar vor den Mandibeln.

Antennensegment - jederseits im Kopflappen eine Ganglienanlage, eine Extremitätenknospe und eine Cölomhöhle.

Der verbleibende vordere Teil entspräche dem Akron, falls dort nicht auch noch metamere Strukturen aufzufinden sein sollten, die zu einer weiteren Untergliederung dieser Region zwingen würden.

Welche dieser Indizien sind nun am Keimstreif von *Cantharis* nachweisbar?

Über den unbezweifelbaren Segmentcharakter der caudalwärts auf die Mandibeln folgenden Körpersegmente braucht hier nicht gesprochen zu werden. Aber schon das Mandibelsegment zeigt eine Besonderheit, es wird nämlich - wie auch andere Embryologen berichten - erst mit einiger Verzögerung gegenüber den Maxillensegmenten ausgebildet, denn während diese bereits im Stadium der Abb. 8 deutlich als Segmente hervortreten, entsteht die vordere Begrenzung des Mandibelsegmentes - und damit das Mandibelsegment als solches - erst im Stadium der Abb. 10.

Diese Unregelmäßigkeit reicht nun zwar nicht aus, um die Segmentnatur der Mandibeln ernsthaft anzuzweifeln, doch die Regionen vor den Mandibeln sind mit den Kriterien der übrigen Körpersegmente überhaupt nicht mehr zu messen. Der Keimstreif ist hier nämlich nicht mehr nur longitudinal, sondern in ungewöhnlicher Weise auch quergegliedert. Die Antennen beispielsweise bilden bereits ein völlig unabhängiges System neben der Intercalarregion (Abb. 10).

Entsprechend der heutigen Lehrmeinung müßte vor den Mandibeln ein tritocerebrales Ganglienpaar nachzuweisen sein. Stattdessen finden sich bei *Cantharis* aber zwei, nach vorne divergierende Intercalar-"Ketten" (Abb. 10, von K_1 apicalwärts ziehend), die aus mindestens je vier kleinen Knötchen bestehen. Müßten je zwei der nebeneinanderliegenden Knoten als segmentales Ganglienpaar gedeutet werden, wären hier also mindestens vier Intercalarsegmente vorhanden – eine groteske Vorstellung in Anbetracht der bisherigen Ergebnisse der Insektenembryologie!

Die beiden Antennenkomplexe fügen sich noch schlechter in das bisherige Konzept von der Kopfsegmentierung. Man könnte zwar annehmen, deren ursprünglich median gelegene Abschnitte mit dem Ganglion (Abb. 9, 10, Antn) seien vorwärts verschoben und jede Segmenthälfte dadurch um fast 90° gedreht worden (vgl. BRUCHMOSE, 1965), so daß die ursprüngliche Transversale einer jeden Hälfte des Antennensegmentes jetzt nahezu parallel zur Sagittalebene des Embryo verlaufen würde.

Im vorigen Kapitel wurde aber gezeigt, daß tatsächlich bei der Kopflappenentstehung, in deren Verlauf ja auch die Antennen ihre Position erlangen, ganz andere Bewegungen erkennbar sind. Die Kopflappen werden nämlich vom übrigen Keimstreif gesondert, indem die lateralen Teile des Keimstreifvorderendes vorrücken, die medianen aber als Angelpunkte dieser Bewegung weitgehend ortsstabil bleiben. Wenn sich diese Bewegungen auf die Lage der Antennenkomplexe tatsächlich ausgewirkt haben sollten, müßte jeder derselben genau invers gegenüber der in Abb. 10 sichtbaren Position liegen (also nicht Antn vor Ant, sondern vice versa).

Die Antennen sind demnach auf jeden Fall unabhängig von den Kopflappen-Bildungsbewegungen entstandene Strukturen. Ihre von der seriellen Anordnung der echten Segmente abweichende Stellung kann daher nur auf ein andersartiges Entstehungsprin-

zip zurückzuführen sein, wodurch es unmöglich wird, die Antennen weiterhin als einem Segment zugehörig anzuerkennen.

Auch vor den Antennen haben manche Autoren noch Ganglienanlagen ("Ventralorgane") gefunden und demgemäß weitere Kopfsegmente gefordert. Da aber nicht einmal die Antennen als Segmente anerkannt werden können, erübrigt sich eine Diskussion dieser Behauptung.

Somit zeigt sich schon hier, daß der ganze prämandibuläre Bereich nach dem bisherigen Kopfsegmentierungs-Schema nicht mehr zu deuten ist: Ein den Bauchmarkganglien entsprechendes Paar von Tritocerebral-Ganglien fehlt, ein den übrigen Körpersegmenten gleichwertiges Antennensegment existiert nicht, und die Suche nach davorliegenden als Segmentkriterien anerkenntbaren Strukturen erübrigt sich ohnehin. Der ganze prämandibuläre Bereich will daher neu interpretiert werden, was in den folgenden Kapiteln versucht werden soll.

4. Übersicht über die Weiterentwicklung der Kopfregion

Die Weiterentwicklung der Kopfregion ist durch Gestaltungsbewegungen gekennzeichnet, die aus der flächenhaften Anlage gemäß Abb. 9 ein räumliches Gebilde formen (vgl. Abb. 15, 23). Diese Bewegungen lassen sich nur schwierig verfolgen, weil keine Fixpunkte in dem insgesamt bewegten System vorhanden sind, eine Schwierigkeit, die sicherlich auch zu der - bisher ganz allgemein vertretenen - falschen Auffassung von der Wanderung der Antennen aus einer ursprünglich postoralen in eine präorale Lage beigetragen hat. Wie BRUCKMOSER (1965) jedoch gezeigt hat, bewegen sich in Wirklichkeit nur die Labralanlagen, und zwar caudalwärts zwischen den Antennen hindurch, während die Antennen selbst eine weitgehend konstante Stellung beibehalten und demnach nur scheinbar apical wandern.

Alle Bewegungsvorgänge, die bei der Kopfentwicklung von *Cantharis* zu beobachten sind, sollen im folgenden nun ausführlich beschrieben werden. Zunächst sei aber das Ausgangsstadium für die weiteren Betrachtungen näher gekennzeichnet (vgl. Abb. 9, 10):

Vor den Mandibeln liegen die paarigen nach vorn divergierenden Neuroblasten-Ketten (Abb. 10a, von K_1 apicalwärts zie-

hend), die als Anlagen der Frontalkonnektive (Abb. 18a, 25, 31, Fk) aufzufassen sind. Sie beginnen bei K_1 , ziehen von hier aus apical und münden nicht lateralwärts ins Gehirn - wie man aus Abb. 10 entnehmen könnte - sondern mediad in die Region unter W_1 (vgl. Kao. 5).

Zwischen den Intercalarketten liegt als dreieckige, auf den Abbildungen 9-11 schwarz gehaltene Fläche die Anlage der definitiv ventralen Wand des Stomodäum (Abb. 24-25). Sie wird apicalwärts von der Stomodäalanlage (Abb. 9, Stoma) begrenzt.

Die Stomodäalanlage, die aus den ursprünglich im Bereich des Medianspaltes gelegenen Zellen hervorgegangen ist (vgl. p. 11), hat hier noch die Gestalt eines ungegliederten Zellhaufens. Später wird sie in mehrere wachstumsaktive Regionen aufgeteilt, von denen nur W_1 (Abb. 10, 11, 24a-d) äußerlich erkennbar ist. Wie BRUCKMOSER (1965) zuerst beobachtet hat, ist W_1 jene Wachstumszone, welche die definitiv dorsale Wand des Stomodäum erzeugt.

Vor der Anlage des Stomodäum liegen die paarigen Labralanlagen (Lbra). In Abb. 9 präsentieren sich diese noch als seitlich unscharf begrenzte, durch den Medianspalt voneinander getrennte ebene Flächen, die sich aber bald zu je einer hohlen Labralknospe emporwölben (Abb. 10, 11, ff).

Ein schmaler apicaler Randstreifen des flächenhaften Ausgangsstadiums in Abb. 9 wird allerdings nicht zur Bildung der Labralknospen verwendet, sondern bleibt nach Verschluss des Medianspaltes als zunächst noch durchscheinend dünnes Ektodermhäutchen erhalten, das anfangs zwischen Stom und Lbra (Abb. 27a, b) liegt und definitiv in den clypeo-frontalen Bereich der Kopfkapsel einbezogen wird (vgl. Abb. 14, 15, unpaare median gelegene Struktur oberhalb der Labralanlagen).

Beiderseits der Intercalarregion und getrennt von dieser liegt je ein Antennenkomplex (Abb. 10). Er besteht aus je zwei in Längsrichtung aufeinanderfolgende Knoten, der caudalwärts gelegenen Antennenknospe (Ant) und dem Antennenganglion (Antn).

Den verbleibenden lateralen Teil der Kopflappen nehmen die Gehirnanlagen ein (vgl. Abb. 9-14 und Abb. 27, links im Kopflappen punktierte Fläche). Zu diesen gehören auch die Apicalplatten (Ap) und die Cerebralfurchen (Cerf).

Schließlich gibt es nur noch am äußersten lateralen Kopflappenrand eine erwähnenswerte Struktur, die Augennerven-Anlage

(Augn). Die auf Abb. 10 (im linken Kopflappen) zwischen der Antennenregion und der Augennervenanlage sichtbare unpunktuierte Fläche besteht hingegen aus unspezialisiertem Gewebe, in dem keine Neuroblasten-Delamination stattfindet. Später findet man an dieser Stelle jedoch die von seitwärts eingestülpte Augennervenanlage.

Auf die Darstellung des Anlagenmusters im Vorderkopf soll nun die Beschreibung der Gestaltungsbewegungen folgen. Es lassen sich vier solcher Bewegungen unterscheiden:

Gestaltungsbewegung 1

Bewegung 1 ist durch die caudad gerichtete Wanderung der Labralanlagen gekennzeichnet und leicht zu verfolgen, indem man in Abb. 10 bis 14 den Caudalrand der Labralanlagen mit der Stellung der Antennen und der Mandibeln vergleicht. Hierbei erkennt man, daß die Labralanlagen aus ihrer ursprünglichen Position weit vor den Antennen (Abb. 10) solange caudalwärts verschoben werden, bis ihr Caudalrand in gleicher Höhe mit jenem der Antennenknospen liegt (vgl. Abb. 14). Projiziert auf Abb. 10 heißt das, sie wandern genau um die Länge der Intercalarregion abdominalwärts.

Ihre Gestalt bleibt dabei jedoch unverändert, d.h. sie selbst können nicht Ursache dieser Bewegung sein. Als Bewegungsinitiator erweist sich vielmehr die unpaare Wachstumszone W_1 (Abb. 10, 11), die seitlich mit den medianen Kanten der Intercalarketten verwächst und sich selbst dabei wie der Schlitten eines Reißverschlusses caudalwärts fortbewegt, während die Labralknospen nur passiv "mitreiten".

Zugleich mit diesem äußerlich verfolgbaren Vorgang und durch diesen bedingt entsteht im Innern das Stomodäum, wie im folgenden Kapitel noch ausführlich gezeigt werden soll. Hier sei nur erwähnt, daß der mediane Intercalarbereich (die in Abb. 10 sichtbare, poststomatale, schwarz gehaltene Fläche) zur Bildung des Stomodäum zwischen den Intercalarketten herausgelöst und in die Tiefe gezogen wird, wobei sich der Keimstreif im Bereich von W_1 bis K_1 (Abb. 10) longitudinal spaltet.

Gestaltungsbewegung_2

Durch Bewegung 1 wird der Labral - Stomodäalkomplex bis in den Antennenbereich zurückverlagert (vgl. auch Abb. 28a, b, Stom). Das dadurch im medio-apicalen Bereich entstehende "Vacuum" verursacht Bewegung 2, eine zunächst medio-apical, später rein mediad gerichtete Verschiebung der vorderen, primär paramedian und lateral liegenden Kopflappenteile. Dabei gelangen die isoliert voneinander entstehenden Gehirnanlagen in eine Stellung vor bzw. dorsal vom Stomodäum, wo sie median verwachsen (vgl. Abb. 27).

Gestaltungsbewegung_3

Bewegung 3 verursacht eine dorsocaudad gerichtete Drehung der seitlichen Kopflappenbereiche um eine (z. B. in Abb. 11) transversal verlaufende Achse und läßt sich mit Hilfe der äußerlich verfolgbaren Entwicklung der Augennerven-Anlage besonders gut veranschaulichen. Deshalb sei zunächst einmal diese hier erläutert:

Die Augennerven sind ein Produkt der lateralen Kopflappenränder. Diese beginnen sich schon frühzeitig dorso-mediad aufzuwölben (vgl. Abb. 36a, rechts), so daß jederseits eine Kalotte (Abb. 28a, Kal) entsteht, deren konvexe Seite laterad und deren konkave mediad gerichtet ist und in deren Scheitel die Augennervenanlage hervortritt (Abb. 28a, Augn).

Im Scheitel dieser Kalotte bildet sich als erste Andeutung des Augennerven-Einstülpungsspalt (Abb. 9, Sp) zunächst eine flache Eindellung. Die eigentliche Augennervenanlage entsteht sodann als Verdickung der zur Kopflappen-Oberfläche gerichteten Seite dieses Spaltes (vgl. Abb. 21a, Augn). Wenn diese Anlage zu einem kräftigen Wulst herangewachsen ist, beginnt sie sich medianwärts einzustülpen (Abb. 21b), bis von ihr nur noch die vordere und die hintere Ansatzstelle am Oberflächenektoderm als getrennte Knospen äußerlich sichtbar sind (Abb. 21c). Diese bleiben anscheinend noch für kurze Zeit wachstumsaktiv, wobei sie wahrscheinlich den in die Tiefe ragenden eingestülpten Zellkomplex weiter vergrößern (vgl. Abb. 30a, Augn, Sp). Schließlich aber verschwindet auch sie (Abb. 21d), so daß äußerlich nur noch der schmale Einstülpungsspalt sichtbar bleibt (Abb. 21e, Sp).

Die Lageänderungen dieses Spaltes erlauben nun eine genaue Kennzeichnung der Bewegung 3 : Vergleicht man die Stellung des Spaltes in Abb.21a mit derjenigen in Abb.21e, dann bemerkt man, daß dieser bereits in dem hier vorliegenden Entwicklungs-Intervall eine Drehung um mehr als 45° ausgeführt hat. Soweit in späteren Stadien erkennbar ist, wird diese Drehung aber noch fortgesetzt, läßt sich dann jedoch nicht mehr sicher verfolgen, weil der Spalt undeutlich wird (Abb.21f). Insgesamt könnte man Bewegung 3 vereinfachend mit dem Aufrollen eines Teppichs vergleichen, wobei der Medianbereich jedoch unverändert erhalten bleibt.

Durch diese dorso-caudad gerichtete Aufrollung werden die lateralen Teile der Kopfanlage einmal in sich selbst konzentriert und zugleich auch dem Gnathocephalon angenähert, so daß die in Abb.21a-d noch freien Pleurite des Gnathocephalon schließlich mit den dorsalen Kopflappenbereichen Kontakt gewinnen, wie es Abb.21e, f zeigt.

Schon vor Einsetzen dieser Bewegung entsteht zwischen den Pleuriten des ersten und des zweiten Maxillensegmentes die Anlage der Postoccipital-Furche (Abb.21d), die das Pleurit der zweiten Maxillen von der Occipitalanlage sondert und dem Prothoracalsegment zuschlägt (vgl. Abb.21e, Mx₂-Pl). Beim Rückenschluß des Embryo geht aus dem Pleurit der zweiten Maxillen schließlich das Postocciput hervor.

Die Occipitalanlage (Abb.21e, f, 28b, Occa) entsteht demgegenüber durch Verschmelzung der Pleurite des Mandibel- und des ersten Maxillensegmentes zu einem ungegliederten Komplex (vgl. Abb.21a-f, Occa), der beim Rückenschluß des Embryo dorsad zum Occiput (Abb.22, 23, 15, Occ) auswächst. Dieser Vorgang zeigt, daß es zwecklos ist, noch am Kopf des Adultus nach der Dorsalgrenze zwischen Mandibel- und erstem Maxillensegment zu suchen, da deren Pleurite bereits während der Embryogenese unabgrenzbar miteinander verschmelzen.

Gestaltungsbewegung 4

Abschließend ist noch Bewegung 4 zu nennen, die durch eine Verbiegung der Thoracalregion gegenüber dem Kopf um etwa 90° gekennzeichnet ist (vgl. Abb.21f mit Abb.23). Diese Bewegung bringt den gegen die Ventralseite konvex vorgewölbten Keimstreif

(vgl. Abb. 19-21f) in die Lage des schlüpfreifen Embryo (Abb. 22, 23), wobei auch der Kopf die definitive Stellung zum übrigen Körper erlangt.

Zunächst mag es scheinen, als werde die Kopfbildung nicht unmittelbar von dieser Bewegung beeinträchtigt. Bei genauer Analyse erkennt man jedoch, daß sich die erwähnte Verbiegung weniger auf die Grenze zwischen Prothorax und Kopf als auf die Grenze zwischen Procephalon und Occipitalanlage (Abb. 21f, Occa) auswirkt. Die Occipitalanlage wird nämlich beim Rückenschluß vom Prothoracalsegment dorso-apical mit-emporgezogen und damit, sowie durch weiteres selbständiges Emporwachsen zur Dorsalseite in eine Wachstumsrichtung gezwungen, die derjenigen von Bewegung 3 entgegengesetzt ist. Diese beiden antagonistischen Bewegungen bewirken eine zusätzliche starke Konzentration der Kopfanlage, indem Pro- und Gnathocephalon kräftig ineinandergewunden werden.

Als Resultat der von Bewegung 4 verursachten Veränderungen rückt die ursprünglich ventrad gerichtete Kopfanlage (Abb. 21f) in eine frontale Stellung (Abb. 22, 23), womit aus dem orthognathen Embryo (Abb. 21f) eine prognathe Larve geworden ist (Abb. 22, 18a).

Die weiteren Kopfbildungs-Vorgänge sind für diese Betrachtungen weniger wichtig. Zur vollständigen Übersicht sei aber noch folgendes mitgeteilt:

In der Endphase der Embryonalentwicklung werden viele ruhende Organanlagen noch einmal wachstumsaktiv. Die beispielsweise seit Stadium der Abb. 10 unveränderten Labralanlagen verschmelzen jetzt miteinander (Abb. 22) und wachsen zu einem unpaaren Labrum aus (Abb. 16, 17, 18a, Lbr; vgl. auch Abb. 15, 23, Lbra-Lbr). Ebenso bilden die seit ihrer Entstehung im Stadium der Abb. 9 nahezu unveränderten Antennenknospen mit den auswachsenden Labralanlagen eine gemeinsame Front (Abb. 15, 16, 17) und wachsen dabei nach und nach zu der in Abb. 18a ersichtlichen Gestalt aus.

Auch die Anlagen der ersten und der zweiten Maxillen (Abb. 14, 22) wachsen in die Länge (Abb. 23) und verschmelzen miteinander zum "Syllabium" der Larve (Abb. 18b).

In jenem Stadium, das zeitlich zwischen die Stadien der Abbildungen 14 und 22 einzuordnen ist, heben sich erstmals auch die Augenanlagen (Abb. 14, 15, 21f, 22, 23, Au) an gefärbten Präparaten als schwächer tingierbare Flecken von der übrigen Kopfoberfläche ab, doch ist der einzige Ocellus jederseits erst im Hauptlarvenstadium 1 (vgl. Abb. 18a, b) vollständig ausgebildet und

pigmentiert.

Abschließend sei noch auf die Verlagerung des Gehirns hingewiesen : Kurz vor Vollendung des Rückenschlusses (etwas später als Stadium der Abb.22) wird - vermutlich durch Zugkräfte, die in der Endphase von Bewegung 4 und in deren Gefolge auftreten - das Gehirn aus der Kopfkapsel in den Prothorax verlagert. Während der Larvalzeit ist die Kopfkapsel mit dem Gehirn daher lediglich über sechs dünne, getrennt voneinander verlaufende Nerven verbunden (Abb.18a, Fk, Antn, Augn). Als nervöses Koordinationszentrum bleibt allein das Frontalganglion (Abb.18a, Fg) in der Kopfkapsel zurück.

Nach Auswanderung des Gehirns kollabiert die Kopfkapsel (Abb.15,23), wobei alle Nähte infolge Entspannung noch einmal deutlich als Furchen hervortreten. Durch starken Tonusanstieg während und nach dem Schlüpfakt dehnt sich die Kopfkapsel dann aber wieder, bis alle Nähte erneut verschwinden - diesmal endgültig (Abb.16,17). Am definitiven Larvenkopf findet man nur noch eine einzige dorsale Kopfnäht, die Augenquernaht (Abb.18a), die wohl als Vordergrenze des hier bereits abgeflachten Occiput anzusehen ist (vgl. Abb.21e, f, 28b, Occa und Abb.15, 22, 23, Occ).

5. Entstehung der Stomodäalanlage

Von der Entstehung der Stomodäalanlage ist bisher noch nichts bekannt. In embryologischen Arbeiten wird gewöhnlich nur deren erstes Erscheinen registriert. Manchmal gewinnt man sogar den Eindruck, die Stomodäalanlage sei lediglich ein letzter Rest der sich am Vorderrande nur zögernd schließenden Primitivrinne (vgl. Abb.3,4), und nach SMRECZYNSKI (1932) verdankt der "Stomodäalspalt" seine Entstehung sogar einem gewissen Zufall. Nähere Angaben über den Bildungsmechanismus liegen jedoch nicht vor; es wird nur berichtet, die Stomodäalanlage sei eine Ektodermverdickung.

Nachdem hier (in Kap.2) gezeigt worden ist, daß die Stomodäalanlage durch Konzentration der ursprünglich im Bereich des Medianspaltes (Abb.7,8, Msp) liegenden Zellen entsteht, ist die Herkunft dieser Ektodermverdickung mithin geklärt. Im einzelnen läßt sich zu deren Entstehung folgendes mitteilen : Der prospektive Spaltbereich wird zunächst gegen die Eioberfläche le-

diglich emporwölbt, und zwar so, daß er schließlich einen in Längsrichtung verlaufenden erhöhten Grat bildet, von dem aus nach beiden Seiten die flächenhaften Labralanlagen bis zur Cerebralfurche schräg abfallen (Abb. 8). Dieser Vorgang verläuft ungefähr so, als würde man den Medianspalt mit der stumpfen Seite eines Messers (von der Dicke der Medianspaltbreite) erzeugen, indem man das Messer im Winkel von etwa 135° zur Kopflappenoberfläche ansetzt und parallel zu dieser Stellung von unten nach oben (zur Eioberfläche gerichtet) bewegt. Dabei würde entsprechend dem jeweils verdrängten Keimstreifen Ektoderm - von vorne nach hinten fortschreitend - allmählich der Medianspalt hervortreten.

Dieser Vergleich erklärt auch sehr gut:

- a) warum der genannte Mediagrät vorne am höchsten emporragt,
- b) wie sich der ursprünglich mehr oder weniger geradlinig verlaufende Amnionvorderrand (Abb. 3a) gleichzeitig mit der Ausbildung des Medianspaltendes sich damit ändernden Vorderrandkontur anpaßt und
- c) wie am Caudalrand des Medianspaltendes die Ektodermzellen dieses Bereiches zu einer Verdickung - der Stomodöalanlage - zusammengedrängt werden.

Erst nachdem der Fixierungsvorgang (vgl. p. 13) alle Unebenheiten im Vorderkopfbereich ausgeglichen hat, ist jenes Stadium erreicht, in dem andere Embryologen die Stomodöalanlage erstmals registrieren (Stadium der Abb. 9).

Unter der ektodermalen Stomodöalanlage hat sich währenddessen eine Gruppe mesentodermaler Zellen angesammelt, deren Konzentrierung gleichzeitig mit der Entstehung der Stomodöalanlage erfolgt ist. Schon im Stadium der Abb. 3-7 erkennt man auf Schnittpräparaten wie die am weitesten apicad liegenden Mesentodermzellen caudad wandern.

Auch aus dem Intercalarbereich gelangen offenbar Mesentodermzellen unter die ektodermale Stomodöalanlage, denn im Stadium der Abb. 7 findet man dort noch zahlreiche dieser Zellen, während hier später nur noch eine sehr schwache Mesoderm-lamelle anzutreffen ist. (Von Verlagerungen der Mesodermzellen im vorderen Keimstreifenbereich berichten auch andere Embryologen.)

Die zunächst regellos unter der Stomodäalanlage aufgehäuften Mesentodermzellen ballen sich schließlich kugelförmig zusammen, ordnen sich innerhalb dieser Ansammlung epithelartig und schmiegen sich der ektodermalen Stomodäalanlage an, so daß später (Abb. 24a, b) zwischen beiden Zellarten keine Grenze mehr zu erkennen ist. Indem sich dann die anfänglich flache Stomodäaldelle zu einer Grube vertieft (Abb. 24a, b) entsteht jener primäre Abschnitt des Stomodäums, der auch später stets den unmittelbaren Kontakt mit dem Dotter herstellt (Abb. 24d, 25).

Die Verschmelzung der genannten Zellen mit der ektodermalen Stomodäalanlage ist allerdings nur ausnahmsweise derart deutlich zu beobachten (unter meinen Präparaten nur in zwei Fällen). Möglicherweise entstehen normalerweise bei der Primitivrinne-Bildung zu wenig Mesentodermzellen, um diesen Effekt besonders auffällig werden zu lassen. In solchen Fällen kann sicherlich auch das Ektoderm allein die primäre Stomodäalgrube (Abb. 24a) bilden oder die wenigen dennoch angelagerten Zellen treten nur nicht besonders hervor. In den meisten Präparaten findet man jedoch entweder nur primäre Stadien der Stomodäalentwicklung, von denen der erwähnte Prozeß erwartungsgemäß eigentlich seinen Ausgang nehmen sollte (nämlich eine frühe, rein ektodermale Stomodäalanlage, in deren näherer Umgebung jedoch keine Mesentodermzellen, die angelagert werden könnten, mehr anzutreffen sind) oder aber gleich ein verhältnismäßig spätes, etwa Abb. 24a entsprechendes, bereits weitgehend fertig ausgebildetes Stadium, indem ebenfalls keine Unterscheidung zwischen zwei Zellarten mehr möglich ist. Trotzdem möchte ich diese Vorgänge erwähnen, da auch HEIDER (1889) ähnlich deutbare Befunde dargestellt hat, ebenso wie NUSBAUM und FULINSKY (zit. n. KORSCHLT-HEIDER, 1936, Abb. 783).

Im Stadium der Abb. 24a, b beginnt sich die Stomodäalanlage histologisch zu differenzieren und am Vorderrande (spätere Dorsalseite) drei Wachstumszonen auszubilden, von denen W_1 die Vorder- bzw. Dorsalwand des Stomodäums, W_2 das Frontalganglion und den Nervus recurrens und W_3 Entodermmaterial erzeugt. Eine histologische Unterscheidung der genannten Regionen gemäß ihrer Herkunft ist nicht möglich, ihrer prospektiven Bedeutung entsprechend müßten aber W_1 und W_2 der ektodermalen und W_3 der mesentodermalen Stomodäalanlage zugehören. Die Be-

deutung und das weitere Schicksal dieser drei Abschnitte soll in den folgenden Kapiteln ausführlich beschrieben werden.

6. Bildung des Stomodäums

(Wachstumszone W_1 , Abb. 10, 11, 24a-d)

Das Stomodäum (Abb. 24c, d) entwickelt sich bei *Cantharis* auf dieselbe Weise aus der Stomodäalgrube (Abb. 24a, b), wie es BRUCKMOSER (1965) für *Orchesella* beschrieben hat. Dieser Autor ist der Meinung, die spätere Ventralseite des Stomodäums entstehe aus der versenkten Intercalarregion, die Dorsalseite dagegen durch die Tätigkeit einer bislang noch unbekannten, median hinter den Labralanlagen lokalisierten Wachstumszone.

Bei *Cantharis* entspricht die Region W_1 in Abb. 10-11 dieser Zone. In Abb. 11 hat diese bereits die äußere Öffnung des Stomodäums (Abb. 10, Stom) verdeckt und wird im folgenden Stadium (Abb. 12) ihrerseits durch die vorrückenden Labralanlagen der Sicht entzogen.

Diese Wachstumszone soll nach BRUCKMOSER mit zwei im Intercalarbereich entstehenden Längsleisten verwachsen, die bei *Cantharis* den in Abb. 10-11 sichtbaren, von mir als "intercalare Neuroblastenketten" bezeichneten Leisten entsprechen. Nach BRUCKMOSER entsteht nun das Stomodäum, indem der Intercalarbereich nach und nach vor W_1 senkrecht in den Dotter versinkt, wobei W_1 mit den paarigen intercalaren Längsleisten seitlich verwächst.

Grundsätzlich kann ich diesem Ergebnis zustimmen. In einer wichtigen Hinsicht muß ich BRUCKMOSERS Auffassung aber korrigieren: Die intercalaren Längsleisten sind nämlich keineswegs nur wachstumsaktive Bereiche, die lediglich zur Verwachsung mit W_1 bestimmt sind und dabei aufgebraucht werden, sondern beständige Strukturen mit morphologischem Eigenwert, die als Anlagen der Frontalkonnective zu gelten haben. W_1 verwächst zwar mit diesen Leisten, aber nur mit deren medianwärts gerichteten Innenkanten, an denen W_1 sich selbst dabei caudalwärts voranzieht.

Entsprechend dem Vorrücken von W_1 gegen K_1 (Abb. 10, 11) wird die poststomatatale, mediane, in den Abbildungen schwarz gehaltene

Fläche(Abb.9,10,11)nach und nach senkrecht in die Tiefe gezogen, wo das jeweils abgesunkene Stück seitlich mit dem von W_1 erzeugten Material sogleich zu einer Röhre verwächst.Diese Röhre ist von Anfang an mehr oder weniger senkrecht zur Eioberfläche orientiert(vgl.Abb.10/24a)und behält diese Stellung auch während der weiteren Wanderung bis K_1 (Abb.10) bei (vgl.Abb.24c,d, K_1).Im Endstadium dieser Bewegung(Abb.24c)ragt schließlich die oben gekennzeichnete mediane Intercalarfläche von Stom bis K_1 (Abb.10)am Vorderrand von K_1 senkrecht in die Tiefe(vgl.Abb. 24d,Strecke von K_1 bis Ent).

Bei diesem Vorgang werden die Neuroblastenketten median voneinander getrennt,da die Fläche zwischen ihnen (Abb.9,10) herausgelöst wird.Statt der genannten medianen Intercalarfläche (Abb.10)liegen nun unmittelbar vor K_1 die Labralanlagen bzw. W_1 (Abb.13).

Der entscheidende Unterschied zu BRUCKMOSERS Auffassung ist mithin,daß die intercalaren Neuroblastenketten weithin unbeeinflußt von den Vorgängen bei der Bildung des Stomodäum erhalten bleiben und in ihrer Lage verharren,wie aus Abb.10-12 ersichtlich ist.Dort erkennt man auch,daß die Neuroblastenstränge von der caudad vorrückenden Wachstumszone W_1 lediglich zur Seite gedrängt werden und nicht mit dem Stomodäum in die Tiefe gelangen,wie es nach BRUCKMOSER sein soll.

Bei der Weiterentwicklung werden auch noch der Bereich von K_1 und das Sternit des Mandibelsegmentes(vgl.Abb.10)in den Boden des Stomodäum einbezogen,aber median aufgeschlitzt werden diese nicht mehr,es erfolgt lediglich eine einfache seitliche Verwachsung,sofern zum Schluß nicht überhaupt nur noch eine bloße Überdachung des Präoralhöhlenbodens stattfindet.

W_1 (Abb.10,11)wächst später,nach Beendigung der caudad gerichteten Wanderung(ungefähr im Stadium der Abb.13)bis zur Spitze der Labralanlagen empor und überträgt die wachstumsaktivität auf diese.Somit wird der abschließende Teil des dorsalen Stomodäum von den auswachsenden Labralanlagen erzeugt.

Am fertig ausgebildeten Stomodäum(Abb.25)sind entsprechend der verschiedenartigen Entstehungsweise folgende Regionen zu beachten:

a)Ventral-(Caudal-)seite

- 1.)Der Bereich von K_1 -Ent(Abb.24d)entspricht dem eingestülpten Teil der medianen Intercalarregion(vgl.Abb.10, K_1 bis Stom).

- 2.) Der Abschnitt von K_1 (Abb. 24d) bis X (Abb. 25) entspricht etwa der Strecke: Vorderrand von K_1 bis Hinterrand des Mandibelsegmentes in Abb. 10.
- 3.) Der von X (Abb. 25) bis zur Labialspitze (Lab) reichende Abschnitt ist durch das Auswachsen der ersten und zweiten Maxillen entstanden (vgl. Abb. 14, 22 mit Abb. 23), bzw. den Sterniten dieser Segmente zuzurechnen.

b) Dorsal- (Apical-) seite

- 1.) Der Bereich von Ent bis X (Abb. 25) ist von W_1 gebildet worden.
- 2.) Der Abschnitt von X bis Lbr (Abb. 25) entstammt dem durch W_1 stimulierten Wachstum der Labralanlagen (Abb. 14, 15, ff.).

Am Vorderdarm der Larven scheinen diese Zonen nicht mehr histologisch unterscheidbar zu sein.

7. Das Entoderm

(Wachstumszone W_3 , Abb. 24a-d)

Über den Ursprung des Entoderms herrscht gleichfalls noch immer keine letzte Klarheit. Besonders merkwürdig ist die Beteiligung des Stomodäums an der Entodermbildung. Wie zahlreiche Autoren berichten, fließen nämlich vom caudalwärts gerichteten Ende der Stomodäalanlage Zellen zu einer Entoderm lamelle aus, woraus man folgerte, dieses Entoderm müsse ektodermalen Ursprungs sein wie das Stomodäum selbst.

In Kapitel 5 wurde aber wahrscheinlich gemacht, daß die Stomodäalgrube (Abb. 24a, keineswegs rein ektodermal ist, sondern auch mesentodermale Elemente enthält (vgl. p. 23). Wenn daher später vom Stomodäum eine Entoderm lamelle ausfließt, handelt es sich wahrscheinlich nur um die zuvor angelagerten Mesentodermzellen, nach deren Erschöpfung (Abb. 24c) allerdings von der Wachstumszone W_3 (Abb. 24a-a) zusätzliches Entodermmaterial produziert wird, wie aus Abb. 24b-d ersichtlich ist. Auf Querschnitten durch das Stomodäum im Bereich von W_3 erhält man näheren Aufschluß über diesen Vorgang (Abb. 29a): Man erkennt hier, wie W_3 sowohl nach vorne als auch seitwärts Zellen abgibt, deren letztere zunächst dichtgedrängt auf der Peripherie des Stomodäums liegen,

hier caudalwärts gedrängt werden und schließlich zur Bildung der Entoderm-lamelle aus dem Stomodäum auswandern.

Über den Ursprung von W_3 läßt sich allerdings nichts Sicheres mitteilen, doch müßte diese Zone sinnvollerweise von mes-entodermalen Teilen der Stomodäalgrube herzuleiten sein, so daß man in diesem Falle auch weiterhin an einer strengen Sonderung der verschiedenen Keimblätter festhalten könnte.

8. Das stomatogastrische Nervensystem

(Wachstumszone W_2 , Abb. 24a-d, 25)

Der Ursprung des Frontalganglion und des Nervus recurrens von der Vorder-(Dorsal-)wand des Stomodäum ist seit Ende des vorigen Jahrhunderts bekannt (HEYMONS, 1895, u. a.). Aus drei ektodermalen Einstülpungen sollen sich dort das Ganglion frontale, das G. occipitale und das G. splanchnicum entwickeln, welche durch den auf der Dorsalseite des Stomodäum entlanglaufenden Nervus recurrens miteinander verbunden werden (HEYMONS, cit. n. SMRECZYNSKI, 1932). Die genannten Einstülpungen sollen dicht nebeneinander entstehen, sich aber beim Auswachsen des Stomodäum voneinander entfernen, wobei der Recurrens zwischen ihnen ausgebildet wird.

Diese Angaben sind soweit durchaus annehmbar (vgl. Abb. 24b). Unklar bleibt aber die Entstehung der Frontalkonnektive (Abb. 18a, 25, Fk). Zwar berichtet HEYMONS (1901), diese wüchsen vom Frontalganglion aus und gewannen schließlich Verbindung mit dem Tritocerebrum, doch ist eine solche Darstellung, da sie lediglich die bekannten definitiven Verhältnisse beschreibt, für die Deutung des stomatogastrischen Nervensystems unergiebig. Gerade die Kenntnis dieser Zusammenhänge ist aber für das endgültige Verständnis des Arthropodenkopfes unerläßlich (vgl. WEBER, 1952), weshalb dieses Problem im folgenden auch besonders beachtet werden soll.

Wie sich aus den Beobachtungen an *Cantharis* ergibt, wird das Neuroblastenmaterial für Recurrens und Frontalganglion ausschließlich von der Region W_2 (Abb. 24a-d, 25) erzeugt. Im Stadium der Abb. 24a, b, in dem diese Region noch nahezu die ganze Vorderseite der Stomodäalanlage einnimmt, beginnt hier eine der Neuroblasten-Delamination im übrigen Keimstreif vergleichbare Zell-

wucherung, bei der mehrere dicht gedrängte, quer zum Stomodäum verlaufende Zellreihen entstehen (Abb. 24b, W_2). Diese passen sich dem auswachsenden Stomodäum weiterhin stets an (Abb. 24c, W_2 -Fg) und verwandeln sich nach und nach in das Frontalganglion und in den Nervus recurrens (Abb. 24d, 25, Fg, Rec). In diesem Zusammenhang von ektodermalen Einstülpungen am Vorderrande des Stomodäum zu sprechen, erscheint mir jedoch als ungerechtfertigt. Die hier sicherlich gemeinten Zellreihen (Abb. 24b, W_2) sind bei *Cantharis* ohne erkennbare prospektive Bedeutung.

Die Entwicklung der Frontalkonnektive ist demgegenüber sehr viel schwieriger zu verfolgen, da deren überaus zarte Stränge, schon ihrer geringen Mächtigkeit wegen, schlecht erkennbar sind. Zudem entstehen die Frontalkonnektive in einem Bereich, in dem durch die Caudalwärts-Wanderung des Labral-Stomodäal-Komplexes (vgl. p. 18) starke Stauchungen auftreten und - in deren Folge - unübersichtliche Lageverhältnisse. Das macht verständlich, warum von der Entwicklung dieser Strukturen bislang so wenig bekannt ist.

Gelegentlich werden die Frontalkonnektive zwar in embryologischen Untersuchungen erwähnt, dann aber stets erst nach der Ausbildung des Pilems (etwa im Stadium der Abb. 12-13), weil sie dann erstmals histologisch faßbar sind. In diesem Stadium liegen aber bereits immer schon mehr oder weniger definitive Verhältnisse vor, da bei der Pilembildung die isoliert voneinander entstehenden Neuroblastenkomplexe überhaupt erst zu einem kontinuierlichen System verbunden werden, das sich prinzipiell nicht mehr vom definitiven Nervensystem unterscheidet. Bis zum Abschluß der Embryonalentwicklung gibt es zwar innerhalb des Nervensystems noch Verbiegungen und Dehnungsvorgänge in gewissen Bereichen, aber keine Verknüpfungsänderungen mehr.

Die Frühentwicklung der Frontalkonnektive (vor Beginn der Pilembildung) ist also überhaupt noch nie untersucht worden. Das ist allerdings auch keineswegs einfach, da mit histologischen Methoden infolge der unübersichtlichen Verhältnisse im peristomialen Bereich keine befriedigenden Ergebnisse zu erlangen sind. Am Totalpräparat bestimmter Embryonalstadien lassen sich jedoch Strukturen wahrnehmen, mit deren Hilfe - nach meiner Auffassung - eine brauchbare Erklärung für das Entstehen der Frontalkonnektive gefunden werden kann: die intercalaren Neuroblastenketten (Abb. 10, von K_1 apicalwärts ziehend). Nach meiner Ansicht müssen

diese als Anlagen der Frontalkonnektive gedeutet werden und nicht - wie bisher - als solche des Tritocerebrum.

Im folgenden soll gezeigt werden, daß eine derartige Deutung durchaus zu rechtfertigen ist, daß diese eine sinnvollere Erklärungsmöglichkeit für die Entstehung des Kopfnervensystems bietet als die bisher übliche und daß schließlich für sie auch die größere Wahrscheinlichkeit spricht.

Insgesamt muß eine derartige Alternativinterpretation folgendermaßen lauten: Die intercalaren Neuroblastenketten sind als Anlagen der Frontalkonnektive aufzufassen, die von Anfang an eine kontinuierliche Verbindung zwischen Bauchmark und Frontalganglion herstellen. Da auf diese Weise die Neuralanlagen im Medianbereich der Kopflappen von den Frontalkonnektiven voll beansprucht werden, können die Gehirnanlagen nur noch als Bildungen im paramedianen und lateralen Bereich des Keimstreif-Vorderendes aufgefaßt werden. Sie müssen dementsprechend unabhängig vom übrigen Nervensystem entstehen, mit dem sie erst sekundär verwachsen und zwar im Bereich von K_1 (Abb. 10, 25), der Anlage der hintersten Gehirnkommisur (Abb. 31, K_1 , vgl. auch Kap. 9). Die Schlundkonnektive (Abb. 31, Schlk) entstehen dagegen aus einem Teil der Region zwischen K_1 (Abb. 10) und dem Hinterrand des Mandibulganglion (vgl. Abb. 25, k_1-k_2).

Was spricht nun für eine solche Auffassung?

Zunächst sei vorausgeschickt, daß die Intercalarketten wirklich neurale Strukturen sind und nicht - wie BRUCKMOSER annimmt - einfache wachstumsaktive Bereiche, deren Aufgabe es lediglich ist, mit W_1 (Abb. 10) zum Stomodäum zu verwachsen: Das geht einmal aus deren Topographie hervor, da sie offensichtlich die Bauchmarkstränge kopfwärts fortsetzen (Abb. 10) und zum anderen aus deren histologischer Struktur, die typische Stadien der Neuroblasten-Delamination zeigt.

Auch die kontinuierliche Verbindung zwischen Bauchmark und Frontalganglion ist - wie Abb. 9 zeigt - in frühen Keimstreifstadien deutlich ausgebildet.

Im Stadium der Abb. 10 wölben sich aber die Labralanlagen empor, so daß der Anschein entsteht, die Verbindung der Intercalarketten zum Vorderrand des Stomodäum sei nun unterbrochen. Jeder Betrachter, der das vorausgehende Stadium unbeachtet läßt, muß daher folgern, die Frontalkonnektive mündeten in die Gehirnanlagen. Tatsächlich ist dieser Eindruck aber ohne objektive Be-

deutung, denn hier liegen noch keinerlei definitive Verhältnisse vor, ja es sind noch nicht einmal die zur Gehirn- und Nervenbildung erforderlichen Neuroblasten vollzählig ausgebildet. Wenn alle bisherigen Untersucher dennoch stets gefolgert haben, die Intercalarketten müßten - wie hier - so auch definitiv lateralwärts ins Gehirn münden, dann ist das ein voreiliger Schluss.

Im Stadium der Abb.11 findet man nämlich bereits wieder andere Verhältnisse vor, die aber sogar Anlaß für eine andere, ja gerade entgegengesetzte Interpretation sein könnte, denn in diesem Stadium hat sich eine gleichwertige Beziehung zwischen Gehirnanlagen und Intercalarketten gebildet, so daß man nun mit gleichem Recht behaupten könnte, die Verbindung der Intercalarketten zum Gehirn sei unterbrochen. In Wirklichkeit sind diese äußerlich wahrnehmbaren Zusammenhänge aber ohne Beweiskraft für die tatsächlichen Verbindungen innerhalb des Nervensystems. Die Wahrscheinlichkeit für eine lateral bzw. medial gerichtete Mündung der Intercalarketten ist hier tatsächlich noch genauso offen wie im Stadium der Abb.9.

Der Augenschein von Abb.10 ist also offensichtlich kein hinreichender Beweis für die Richtigkeit einer Deutung der Intercalarketten als Fortsetzungen des Hirncerebrum oder - wie es ebenfalls denkbar wäre - der Schlundkonnektive. Die scheinbare laterad-Mündung der Intercalarketten läßt sich vielmehr einfach als Auswirkung der Wanderung der Labralanlagen erklären, durch welche die Intercalarketten vorübergehend mit großer Kraft seitwärts gedrängt werden.

Somit hat sich bis jetzt bereits gezeigt, daß die vorgetragene neue und die bisher übliche Deutungsweise zumindest gleichermaßen wahrscheinlich sind. Folgende Punkte sollen aber darlegen, daß erstere sinnvoller ist.

- 1.) Die Entstehung der Frontal- und der Schlundkonnektive läßt sich durch die vorgetragene neue Deutungsmöglichkeit gleich gut und widerspruchsfrei erklären (vgl. p.29), während nach der bisherigen Auffassung die Entstehung der Frontalkonnektive weitgehend dem Zufall überlassen bleibt.
- 2.) Die Annahme völlig isoliert entstehender Gehirnanlagen würde mit den entsprechenden Verhältnissen der Polychaeten sehr gut übereinstimmen, da sämtliche Autoren, die sich mit der Gehirnentwicklung dieser Gruppe befaßt haben, übereinstimmend

von paarigen, voneinander und vom Bauchmark unabhängigen Gehirnanlagen berichten, die erst sekundär miteinander und mit dem Bauchmark verwachsen (LÖRN, 1958; AKKESSON, 1961, 1962, 1965, u.a.). Bei der anerkannt nahen Verwandtschaft zwischen Polychaeten und Arthropoden stützt eine solche Übereinstimmung die obige neue Deutung der Intercalarregion sehr nachdrücklich.

- 3.) Als unpaarige, im vordersten medianen Bereich der Kopflappen liegende Struktur läßt sich das Frontalganglion innerhalb der Artikulaten nur mit dem Scheitelorgan der Polychaeten-Trochophora vergleichen (siehe Kap. D₁). Das Scheitelorgan ist aber gegenüber dem Gehirn als phylogenetisch ältere Struktur anzusehen, da es ontogenetisch in der Regel vor diesem ausgebildet und auch funktionsfähig wird. Die konnektivalen Verbindungen zwischen Bauchmark und Scheitelorgan müssen dann aber gegenüber denen zum Gehirn vorrangig sein, weil in ihnen schon eine Reizleitung erfolgt, bevor das Gehirn überhaupt als Anlage vorhanden ist. Bei der Entsprechung von Scheitelorgan und Frontalganglion müßte für die konnektivalen Verbindungen des letzteren dasselbe gelten, müßten die Frontalkonnektive den Schlundkonnektiven gegenüber also vorrangig sein, was wiederum exakt der neuen Auffassung von der Entstehung der Frontalkonnektive entspricht.
- 4.) Die hier vorgelegte Deutung der im Kopfbereich vorhandenen Neuralanlagen erlaubt ferner auch eine erstmals sinnvolle Einordnung des stomatogastrischen Nervensystems in das Gesamtnervensystem.
- 5.) Für diese Auffassung spricht schließlich auch der Umstand, daß die Intercalarregion auf die bisherige Weise überhaupt nicht mehr sinnvoll deutbar ist, denn danach müßten die langgestreckten Intercalarketten (vgl. Abb. 10) in ihrer Gesamtheit als Anlagen eines einzigen Ganglienpaares, der Tritocerebralganglien, betrachtet werden, eine zweifellos wenig überzeugende Ansicht, denn Ganglion (griech.) heißt bekanntlich: Knoten. Schließlich wäre es noch denkbar, die Intercalarketten als Anlagen der Schlundkonnektive aufzufassen. Doch auch diese Deutung ist unbefriedigend, weil ein Mißverhältnis zwischen der relativ großen Länge der Intercalarketten (vgl. Abb. 10) und den sehr kurzen Schlundkonnektiven (Abb. 25, K₁-K₂, Abb. 31) besteht, während diese Relation den Intercalarketten und

und den Frontalkonnektiven(unabhängig von deren sekundärer Dehnung bei der Verlagerung des Gehirns vom Kopf in den Prothorax)eher angemessen wäre(vgl.Abb.10 mit Abb.25).

Die obigen Ausgangsbehauptungen erweisen sich somit insgesamt als durchaus stichhaltig.Zwar lassen sie sich mit den hier verfügbaren Arbeitsmethoden(vgl.FaBonto 7.4)nicht unwiderleglich beweisen,doch erscheint die dargestellte Auffassung als eine in jeder Hinsicht vertretbare Alternative.

Die zu postulierende Verwachsung der Gehirnanlagen mit 3₁ läßt sich zwar gleichfalls nicht unmittelbar beobachten,doch gibt es keine grundsätzlichen methodischen Schwierigkeiten für einen solchen Vorgang.Vor allem noch annähernde Entwicklung der Gehirnanlagen verläuft es nach hochgradigsten Vereinfachungen die auf p.17, 18 beschriebenen Gestaltungsbedingungen, von denen sich Bewegung 1 und 2 ausschließen auf die lateralen Kopflappenregionen beschränken.Diese Gestaltungsbewegungen konzentrieren und verlagern die lateralen Kopflappenbereiche unabhängig von der Medianregion lateral.Das heißt auch die caudalen Abschnitte der Gehirnanlage der Stadium der Abb.10-11 mit dem Punkt K₁ (Abb.10)in Kontakt treten und verwachsen.

Trotzdem darf man sich diesen Vorgang nicht als Verwachsung zweier konkreter Strukturen vorstellen,sondern eher als ein Zusammenfließen der Neuroblasten zu einem kontinuierlichen Neuroblastenstrang(vgl.Abb.25a,b),in dem später Faserstränge induziert werden und in dem schließlich Brücke entsteht,die das Gehirn mit dem Bauchmark verbindet.

Bei dieser Verwachsung entsteht an der Verbindungsstelle (Region um und oberhalb von 3₁,Abb.25b)in Faserfächer der zum nächsten Gehirnabschnitt hinwachsenden, zu jener Anschwellung, die mit einem gewissen Recht als besonderer Gehirnteilstrang aufgefaßt und als Tritocerebralganglion bezeichnet wird.Die Nadelnangeweise dieses Gehirnteilstranges ist natürlich unvereinbar mit einer Deutung des Tritocerebrum als zentralisiertes somatisches Ganglion(vgl.folg.Kap.).

9.Die "Tritocerebral-Kommissur"

Die Kommissur K₁(Abb.24d,25,31)wird allgemein als "Tritocerebral-Kommissur"gedeutet,d.h.als Teil des Tritocerebrum- bzw.Intercalar-Ganglions.Sie soll - im Gegensatz zu ihrem im Gehirn emporgerückten Ganglion - hinter dem Schloß

zurückgeblieben sein und gilt dementsprechend als wichtigstes Indiz für die Cephalisierung eines postoral angelegten somatischen Ganglions. Nun wurde aber in Kap. 3 bereits erwähnt, daß ein den übrigen Körpersegmenten gleichwertiges Intercalar- bzw. Tritocerebral-Segment gar nicht existiert, weil dessen einziges Merkmal - das dazugehörige Ganglion - als embryonale Anlage in der für die anderen Segmente charakteristischen Form überhaupt nicht vorhanden ist. Wenn das zutrifft, kann es aber auch keine postorale Tritocerebral-Kommissur geben.

Wie soll die Kommissur K_1 aber anders gedeutet werden? Untersucht man die Strukturprinzipien des Bauchmarks genauer, so findet man in jedem segmentalen Ganglienpaar zwei interganglionäre Kommissuren. Als allgemeine Regel läßt sich daraus ableiten, daß jedes vollständige segmentale Ganglion embryonal zwei Kommissuren aufweisen muß.

Im Unterschlund-Ganglion müßten demnach sechs Kommissuren nachweisbar sein, da hier die Ganglien der drei Gnathalsegmente miteinander verschmolzen sind. Tatsächlich findet man aber nur deren fünf (vgl. Abb. 24c, d, 25, K_{2-6}).

Dieser bemerkenswerte Tatbestand ist erstaunlicherweise bisher noch nie beachtet worden. Fast alle Embryologen haben vielmehr auf ihren Abbildungen die Darstellung der Kommissuren im Unterschlund-Ganglion möglichst vermieden und stattdessen die paramedianen konnektivalen Pilemstränge eingezeichnet (vgl. Abb. 30a, b, Uschlg.). Nur in zwei Arbeiten ließen sich diesbezüglich zutreffende Darstellungen finden: Zwei Abbildungen bei HEYMONS, 1895, (je einen Mediosagittalschnitt der Embryonen von *Gryllus campestris* und *Forficula*) und eine Abbildung bei HOLMGREN, 1909, (vom Embryo einer Termite). Beide Autoren haben diesen Umstand im Text allerdings überhaupt nicht erwähnt.

Auch die Neuro-Anatomen haben diese Tatsache bisher anscheinend übersehen. Zwar müssen beim Adultus nicht notwendigerweise ebensoviele Kommissuren im Unterschlundganglion anzutreffen sein wie beim Embryo, da sich manchmal die primären Kommissuren weiter aufteilen oder sekundäre neu hinzukommen, doch bleibt ihre Gesamtzahl normalerweise mindestens im Larvalstadium unverändert. So fand ich denn auch wenigstens in

einer neuro-anatomischen Untersuchung Hinweise auf gleichartige Verhältnisse, und zwar in einer Untersuchung des Larvenkopfes von *Panorpa communis* (BIERBRODT, 1943). Aus Abb. 18a dieser Arbeit geht hervor, daß der vom übrigen Unterschlundganglion ein wenig abgesonderte mandibulare Bereich des Unterschlund-Ganglion deutlich kleiner ist als die entsprechenden Abschnitte der Maxillensegmente, woraus sich folgern läßt, daß der mandibulare Teil hier gleichfalls nur einer einzigen Kommissur entspricht.

Trotz dieser nur wenigen Beispiele für das Fehlen der vordersten Mandibelkommissur im Unterschlund-Ganglion, gewinnt der Tatbestand als solcher doch bereits einen hohen Grad an Allgemeingültigkeit für die Insekten, da die angeführten Beispiele aus völlig verschiedenen Insektengruppen stammen.

Damit stellt sich nun aber die Frage nach der Ursache dieser Unregelmäßigkeit.

Verfolgt man die Entstehung der Kommissuren im Unterschlund-Ganglion (Abb. 24cd, 25), dann findet man für die Ganglien des ersten und des zweiten Maxillen-Segmentes sogleich auch die jeweils erforderlichen zwei Kommissuren (K_{3+4} und K_{5+6}), im Bereich des Mandibलगanglion jedoch nur eine einzige (K_2). Die im Unterschlundganglion fehlende Kommissur gehört offensichtlich also zum Mandibel-Ganglion. Die Ursache für das Fehlen einer Mandibelkommissur bleibt zunächst aber immer noch rätselhaft, denn es gibt keinen sicheren Hinweis auf eine eventuelle Verschmelzung zweier Kommissuren oder auf die Reduktion bzw. völlige Unterdrückung einer derselben, (was sich allerdings auch nicht absolut sicher ausschließen läßt).

Stattdessen läßt sich im Stadium der Abb. 10-11 am Vorderrand des Mandibelsegmentes eine Besonderheit erkennen, die zur Erklärung dieser Abnormität geeignet erscheint. Dort erkennt man nämlich, wie aus dem Vorderrand dieses Segmentes median der Bereich K_1 herausgelöst und apicalwärts verschoben wird. Da die gekennzeichnete Region genau der Ganglien-Bildungszone entspricht, darf man wohl mit Recht vermuten, daß hier der vordere Teil des Mandibel-Ganglion verlagert wird. Im Unterschlund-Ganglion kann sich demzufolge nur noch der caudale Abschnitt des Mandibel-Ganglion befinden, der möglicherweise genau der caudalen Hälfte mit der hinteren Kommissur entspricht, während der Rest vor dem Unterschlundganglion

zu suchen ist. Aus Abb. 24c, d und Abb. 25 ergibt sich dann auch die konkrete Bestätigung dieser Annahme und zugleich der Hinweis darauf, daß als vordere Mandibelkommissur lediglich die unmittelbar an das Stomodäum grenzende Kommissur K_1 in Frage kommt. Mithin ist die sogenannte Tritocerebral-kommissur in Wirklichkeit als vordere Mandibelkommissur zu deuten.

Die Existenz eines Tritocerebral-(Intercalar-)Segmentes wird damit vollends unwahrscheinlich und das angeblich zu diesem gehörende Ganglion, das Tritocerebrum, erhält endlich auch aus ontogenetischer Sicht die ihm gebührende Einstufung, nämlich entsprechend p. 32 als Verwachungsstelle von Gehirnanlagen und Bauchmark. Das Tritocerebrum besitzt also nicht einmal selbständige embryonale Anlagen, was seiner geringen funktionellen Bedeutung durchaus entspricht.

Abschließend ist noch auf eine andere Konsequenz hinzuweisen: Wenn nämlich K_1 (Abb. 10) als eine der beiden mandibularen Ganglienkommissuren gedeutet werden muß, sind folgerichtig auch die vor K_1 liegenden gleichartigen Höckerchen der Intercalarketten als Einzelkommissuren bzw. Äquivalente halbiertter Ganglien zu werten. Da vor K_1 drei deutliche Verdickungen dieser Art erkennbar sind und bis zur Mediane unter W_1 (Abb. 10) evtl. noch eine vierte postuliert werden könnte - mithin theoretisch noch vier Kommissuren vorhanden sind - müßte man für den Intercalarbereich vor K_1 ein bis zwei vollständige Ganglienpaare, bzw. eine entsprechende Anzahl weiterer Segmente fordern.

Obgleich eine derartige Interpretation nicht völlig abwegig zu sein braucht, scheint es doch sinnvoller, die prämandibulare Region als unsegmentierten Kopfbereich aufzufassen und die Intercalarketten als Strukturen ohne Beziehung zu einer Segmentierung.

Dafür spricht vor allem das vom übrigen Körper abweichende Differenzierungs-Geschehen im Vorderkopfbereich, das einer grundsätzlich andersartigen Gesetzmäßigkeit zu folgen scheint. Dies zeigt sich besonders eindrucksvoll an den - im Gegensatz zu den echten Segmenten - paramedian entstehenden Anlagen der Antennen, die prinzipiell durchaus die Möglichkeit hätten, ihre Ganglien median vor denen der Mandibeln anzulegen. Indem das nicht geschieht, wird offenkundig, daß im prämandibularen Bereich andere Organisations-Prinzipien als im übrigen Körper wirksam sind.

Dasselbe gilt für den medianen Kopfbereich, in welchem es nicht mehr um die Ausbildung von Ganglien geht, sondern nur noch um die Bereitstellung von Neuroblastenmaterial (in "beliebiger" Anordnung und Quantität) zur Ausbildung der Frontalkonnektive. Die hierbei auftretende Gliederung ist daher lediglich als "Pseudomerie"⁺ zu werten und deren Entstehung dem Delaminations-Mechanismus zuzuschreiben, der übrigens auch in anderen Teilen des Vorderkopfes zur Bildung ganglienartiger Verdickungen führt, und zwar in Regionen, in denen niemand je eine Segmentierung vermutet hat (vgl. z. B. Abb. 11b, rechte Bildhälfte, laterad von Antn, bzw. apicalwärts davon).

Für eine Auffassung des prämandibularen Bereiches als unsegmentierte Region spricht ferner auch der Umstand, daß es keine konstant nachweisbaren Segmente bei Polychaeten oder anderen Insekten-Vorfahren gibt, die in den Intercalarbereich eingegangen sein könnten und deren Homologisierung wünschenswert wäre. Nicht zuletzt spricht auch dafür der ungewöhnliche Tatbestand der Entstehung halbierten Ganglien im Intercalarbereich.

Eine Ausnahme unter den prämandibularen Höckerchen macht allein K_1 . Diese vorderste Bauchmarkkommissur gehört dem segmentierten und dem unsegmentierten Bereich gleichermaßen an: Sie ist ein Bestandteil des Mandibelsegmentes, der jedoch nach den Prinzipien der unsegmentierten Kopfregion gebildet worden ist. Hier greifen gleichsam die im prämandibularen Bereich wirkenden Differenzierungsvorgänge auf segmentales Gebiet über, um die Verbindung zwischen beiden Regionen herzustellen.

10. Die Gehirnentwicklung

Das Gehirn entsteht aus zwei voneinander getrennten, auf die beiden Kopflappen verteilten Anlagen, deren jede annähernd das Gebiet umfaßt, das in den Abbildungen 9-14 und 27 in den Kopflappen durch Punktierung einseitig gekennzeichnet ist. Jede Anlage ist um die nahezu zentral gelegene Cerebralfurche gruppiert (Abb. 9), geht laterad ohne Grenze in die Augennerven-Anlage und abdominalwärts, ebenfalls unabgrenzbar, in das Antennenganglion über. Die Medianbegrenzung tritt erst später deutlich her-

⁺ Damit sind metamer angeordnete Strukturen gemeint, die nicht im Sinne einer Segmentierung interpretiert werden können bzw. dürfen (=Pseudo-segmentierung).

vor(vgl.Abb.11).

Eine Gliederung der Gehirnanlagen ist zwar vorhanden, aber keine Segmentierung, was folgende Punkte deutlich machen:

- 1.) Eine als Segmentindiz annehmbare tritocerebrale Ganglienanlage ist - wie schon auf p.14 und p.35 dargelegt wurde - nicht vorhanden.
- 2.) Ein den Ganglien der übrigen Körpersegmente gleichwertiges Antennenganglion fehlt ebenfalls, da der ganze Antennenkomplex im frühen Keimstreifstadium auf eine Weise angelegt wird, die dessen Segmentnatur ausschließt(vgl.p.14). Das zeitweise sehr deutlich hervortretende Antennenganglion ist daher nicht als cephalisiertes somatisches Ganglion aufzufassen, sondern nur als Teil der nach funktionsbedingten Gesichtspunkten gegliederten Gehirnanlagen.
- 3.) Die vom Medianbereich des Keimstreifs unabhängige Entwicklung der Gehirnanlagen(vgl.p.29,ff) schließt deren Vergleichbarkeit mit den Anlagen der segmentalen Ganglien im übrigen Körper aus und damit eine mögliche segmentale Gliederung des Gehirns.

Somit ist die Annahme einer Gehirnsegmentierung weiterhin nicht mehr vertretbar. Eine Aufteilung des Gehirns in verschiedene Protocerebrallobi, wie sie etwa von SCHOLL(1964) u.a. am Kopfflachschnitt vorgenommen wird, ist dagegen lediglich eine hinsichtlich der Gehirnsegmentierung völlig belanglose topographische Gliederung.

Das unpaare Oberschlundganglion entsteht aus den paarigen Gehirnanlagen durch die Tätigkeit der auf p.17,ff beschriebenen Gestaltungsbewegungen, weshalb die Gehirnentwicklung im folgenden anhand dieser Bewegungen beschrieben sei:

Gestaltungsbewegung 1

schafft lediglich die Voraussetzungen für Bewegung 2 und wirkt nicht unmittelbar bei der Gehirngestaltung mit.

Gestaltungsbewegung 2

bringt die Gehirnanlagen aus ihrer Position gemäß Stadium Abb.9 in eine Lage vor bzw. dorsal vom Stomodäum(Abb.14,27c). Die isolierten Anlagen der Gehirnhälften gelangen einander dabei so

nahe, daß eine Verwachsung beider durch mediad gerichtete Fortsätze möglich wird.

Auf Medio-Sagittalschnitten erkennt man bereits zwischen den isolierten Gehirnanlagen vereinzelte Zellen der miteinander Kontakt aufnehmenden Hälften(vgl.Abb.24c,Gka).Später entsteht dort ein massiver Kommissurstrang(Abb.24d,vor dem Stomodäum liegende,punktierte Region bei Gk),der die paarigen Anlagen schließlich zu einer einzigen Masse verbindet(Abb.18a,31).

Bewegung 2 wirkt sich auch auf Position und Gestalt der Augennerven-Anlagen aus,wie man den äußerlich wahrnehmbaren Veränderungen des Augennerven-Einstülpungsspaltess entnehmen kann.Dieser verbreitert sich während der mediad gerichteten Verschiebung der Gehirnanlagen(vgl.Abb.21e,f,Sp),verflacht dabei mehr und mehr und verstreicht schließlich ganz.Inwieweit dieser Vorgang auf den eingestülpten Neuroblastenkomplex der Augennervenanlage unmittelbar gestaltend einwirkt,läßt sich nur vermuten,doch setzt möglicherweise hier schon jener Dehnungsvorgang ein,der die kompakte Augennervenanlage nach und nach zu einem Augennervenstrang verlängert.

Gestaltungsbewegung 3

konzentriert die Gehirnanlagen in oro-caudaler Richtung,indem sie die apicalen Kopflappenregionen dorso-caudad einrollt(vgl.p.18).Dabei verkürzen sich die Kopflappen in Längsrichtung vom Stadium der Abb.9 bis zum Stadium der Abb.13 um etwa die Hälfte, was sich sehr nachhaltig auf die Gestalt der Gehirnanlagen auswirkt(vgl.Abb.26a mit 26d).

Im Verlauf dieser Einrollung findet - gleichzeitig mit der allgemeinen Neuroblasten-Delamination - im Bereich der Cerebralfurchen eine besonders intensive Zellvermehrung statt,die in der genannten Region(Abb.26a-d,bei Cerf)zu invaginationsartigen Erscheinungen führt(Abb.26a)und in deren Gefolge zu

Faltungen.Die Konturen dieser Falten,die allerdings stets nur sehr schwach erkennbar sind und früh bereits wieder verschwinden,bestehen aus in gewundenen Reihen angeordneten Neuroblastenzellen und erinnern in ihrem Verlauf entfernt an koordinative Faserbahnen,wie man sie im imaginalen Insektengehirn antrifft.So läßt Abb.26d(Cerf)beispielsweise an Aus- bzw.Eingliederung longitudinaler Faserbahnen in die Corpora pedunculata

denken. Leider sind die genannten Muster aber nicht kontinuierlich verfolgbar und später als im Stadium der Abb. 26d (bzw. 13) überhaupt nicht mehr wahrzunehmen, so daß sich über deren wirkliche Bedeutung nichts Sicheres mitteilen läßt, doch ist der Cerebralfurchen-Bereich wohl jedenfalls als Bildungszentrum der Corpora pedunculata zu betrachten.

Die bei der Neuroblasten-Delamination im übrigen Teil der Kopflappen entstehenden Zellreihen verlaufen anfangs senkrecht zur Oberfläche (Abb. 9/26a). Infolge Dorso-caudadkrümmung durch Bewegung 3 werden sie aber immer stärker bogenförmig gekrümmt (vgl. Konturlinien in Abb. 26d, vor Antn) und erscheinen schließlich als leicht spiralisierte Zellreihen, die aus der zentralen Neuroblastenmasse entspringen und einen sich peripheriewärts weitenden Bogen beschreiben.

Diese Spiralisierung wird außer durch Biegung infolge Bewegung 3 auch durch das Wachstum der Neuroblasten selbst hervorgerufen; denn die Neuroblastenreihen vermehren sich nach ihrer Loslösung vom Oberflächen-Ektoderm auch weiterhin kräftig und krümmen sich dabei als peripherwärts auswachsende Zellreihen immer stärker in der vorgegebenen Richtung (vgl. Abb. 26d). So wachsen die peripheren Zellen zu einem dicken Neuroblasten-Mantel aus, der die ganze in Abb. 26d sichtbare Gehirnanlage bald völlig umgibt, so daß diese im Stadium der Abb. 25 nur noch einen geringen zentralen Bereich des Gesamtgehirns einnimmt. Dabei geraten auch die in Abb. 26d, bei Cerf sichtbaren, hier noch oberflächlich liegenden Falten in zentralere Gehirnbereiche. Gegen Ende der Embryonalentwicklung werden die Neuroblasten aber immer zahlreicher und immer kleiner, so daß die erwähnten Strukturen verschwinden und das Gehirn auf Schnittpräparaten aus völlig gleichmäßigem Gewebe aufgebaut zu sein scheint.

Gestaltungsbewegung 4

bringt den Embryo aus der in Abb. 21f ersichtlichen Stellung in die von Abb. 22-23, wobei der Vorderkopf seine Lage im Ei unverändert beibehält (vgl. p. 19, unten).

Im gleichen Sinne wie dabei der Thorax bzw. die Occipitalanlage (Occa) gegen den Kopf abgewinkelt wird (vgl. Abb. 21f-22), verbiegt sich auch das Bauchmark-Vorderende gegenüber dem Gehirn (beide liegen zunächst mehr oder weniger auf einer Geraden,

später aber entsprechend Abb.25 gegeneinander verbogen). Allerdings wirkt sich die Biegung im Nervensystem nicht ganz so stark aus wie auf die äußeren Körperteile dieser Region, weil das Gehirn vom Ektoderm bereits abgelöst und daher frei beweglich ist (Abb.25) und durch elastisches Zurückschwingen den Biegeeffekt teilweise wieder kompensiert.

Bedingt durch diese Biegung, entsteht innerhalb des ganzen Nervensystems eine starke longitudinale Zugspannung, deren Entstehung vermutlich der Undehnbarkeit der Bauchmarkstränge zuzuschreiben ist, die einer von Bewegung 4 angestrebten Verlängerung⁺ Widerstand entgegensetzen. Da diese Spannung an ihrem Entstehungsort (im Bauchmark) nicht ausgeglichen werden kann, verteilt sie sich über das ganze Nervensystem und gelangt schließlich an dessen schwächster, nachgiebigster Stelle zur Wirksamkeit. Diese Stelle liegt bei *Cantharis* offenbar im Bereich der von Gehirn und Unterschlundganglion ausgehenden Nerven, denn diese dehnen sich zu langen, dünnen Fäden aus und bewirken damit den notwendigen Spannungsausgleich. Die unnachgiebigen Teile des Kopfnervensystems rücken dabei caudalwärts, so daß Gehirn und Unterschlundganglion völlig aus der Kopfkapsel herausgezogen und in den Prothorax verlagert werden (Abb.18a).

Die schwächste Stelle innerhalb des Nervensystems könnte aber ebensogut auch irgendwo anders, z.B. im Bereich zwischen Ober- und Unterschlund-Ganglion liegen. In diesem Falle würden die Schlundkonnektive und die Nerven des Unterschlundganglion gedehnt, die Gehirnnerven aber unverändert bleiben. Das Oberschlundganglion verbliebe an seinem Entstehungsort, und lediglich das Unterschlundganglion würde caudalwärts wandern.

Ein solcher Fall scheint bei der Larve von *Sialis* (Megalopt.) vorzuliegen, welche letztere (im Gegensatz zu *Cantharis*) außerordentlich lange Schlundkonnektive, aber nur verhältnismäßig kurze Frontalkonnektive besitzt (vgl. HENRY, 1948). (Auch die Unterschiede in der Ausbildung der Schlundregion des Crustaceen-Nervensystems - vgl. HENRY, 1948 - ließen sich gewiß auf dieselbe Weise erklären.)

Jene infolge Freibeweglichkeit des Gehirns unvollständige Abwinkelung des Bauchmarksvorderendes gegenüber dem Gehirn (siehe oben) wird durch die soeben beschriebene longitudinale Zugspannung im Nervensystem nun nachgeholt und sogar noch übertroffen,

⁺Die vom Bauchmark zu durchlaufende Strecke ist in Abb.22 länger als zuvor in Abb.21f.

so daß im Stadium der Abb.18 - ebenso wie in allen späteren Larvalstadien(vgl.Abb.31) - die Strecken Gk-Fg und K_8-K_2 (Abb. 25)parallel zueinander verlaufen,wobei Gk caudad gerichtet ist und dorsal vom Unterschlundganglion liegt(vgl.Abb.31).

Das Vorderende des Gehirns ist damit vom Stadium der Abb.9 bzw.26a bis zur Erlangung der definitiven Stellung im Stadium der Abb.18(vgl.Abb.31)um insgesamt 180° dorso-caudad verbogen worden.

An diesem Geschehen sind zwei voneinander zu unterscheidende Bewegungsprozesse beteiligt:

- 1.)Die mit dem Aufrollen eines Teppichs vergleichbare Konzentrierung der Gehirnanlagen infolge Bewegung 3 (vgl.p.18 und Abb.26a-d),sowie deren Fortsetzung durch spiraliges Auswachsen der Gehirnneuroblasten-Reihen(vgl.p.39)und
- 2.)Die Verbiegung infolge Bewegung 4,die sich im wesentlichen auf die Region der Schlundkonnektive auswirkt.

Der letztgenannte Vorgang wird in seiner Schlußphase(zeitlich später als Stadium der Abb.25)nicht mehr wie bis zu diesem Stadium durch unmittelbare Verbiegung infolge Bewegung 4,sondern indirekt von dieser Bewegung über die im Nervensystem vorhandene Zugspannung bewirkt:Da das Frontalganglion ein fixer Punkt des Nervensystems ist,wirkt der vorhandene Zug hauptsächlich entlang der Linie K_8-K_1 -Fg(Abb.25),da ferner die Frontalkonnektive tiefer(weiter ventralwärts,vgl.Abb.25)am Gehirn ansetzen als die Schlundkonnektive(Bereich zwischen Gehirnpilem und K_2 ,Abb.25)und da schließlich der Schlundkonnektiv-Bereich offenbar recht biegsam ist,zwingen diese Zugkräfte infolge Hebelwirkung die Strecken K_8-K_2 und Gk-Fg in eine parallele Lage zueinander,wobei das Oberschlundganglion rückwärts kippt (Abb.31).

Nachdem damit alle für die Gehirnentwicklung wichtigen Vorgänge erörtert sind,seien abschließend noch einige Einzelstrukturen besprochen,die zum Gehirn in enger Beziehung stehen:

a)Die Antennen-Nerven

Die Entstehung der Antennen-Nerven ist bislang noch nirgends besonders beachtet worden.Wie ich bei *Cantharis* feststellen konnte entwickeln sich diese aus dem Antennenganglion(Abb.

9-14, Antn), dessen Zellmaterial im Zuge der medio-apical gerichteten Gehirnverlagerung (vgl. p. 18 und p. 37, Bewegung 2) zu einem strangförmigen Antennennerven ausgedehnt wird. Bis zum Stadium der Abb. 13 schreitet dieser Vorgang nur verhältnismäßig langsam fort, verläuft dann aber mit einem kleinen plötzlichen Ruck (Abb. 13-14), worauf erstmals an Stelle des Antennenganglion ein Antennennerven-Strang (Abb. 14, 21f, 27c, Antn) erkennbar wird.

Die Bildung des Antennennervs besteht also lediglich aus einer plastischen Zerdehnung des Neuroblastenmaterials, das zwischen Gehirnanlagen und Antennenknospen (Ant) liegt, wobei allerdings unklar bleibt, welcher Teil dieses Materials tatsächlich zum Aufbau des Antennennervs verbraucht wird und welcher möglicherweise als Anlage des Deutocerebrum zu betrachten ist.

b) Die Augennerven

Wie auf p. 18 dargelegt, entstehen die Augennerven als seitliche Einstülpungen der Kopflappen und stellen von Anfang an eine kontinuierliche Verbindung zwischen Augenanlagen und Gehirn her. Das erkennt man besonders gut auf einem Kopfflachschnitt im Stadium der Abb. 21e/13 (vgl. Abb. 30a), wo die Augennerven-Anlage (Augn) am Caudalrand des Einstülpungs-Spaltes (Sp, vgl. auch Abb. 21e) in die Augenanlage (Au) übergeht, auf der entgegengesetzten Seite aber ins Gehirn.

An der tiefsten Stelle der Einstülpung liegt ein Knoten, der als Hauptmasse des invaginierten äußeren Wulstes der Augennerven-anlage (vgl. p. 18) zu betrachten ist und der hier zunächst dem Gehirnneuroblasten-Komplex zugeschlagen wird. Die Weiterentwicklung der Augennerven ist im einzelnen leider nicht mehr sicher zu verfolgen, doch läßt sich die Entstehung des langen und dünnen Augennervs (vgl. Abb. 18a, Augn) nicht anders erklären, als durch plastische Zerdehnung des hier eingestülpten Knotens zu einem dünnen Nervenfaden, denn Wachstumsvorgänge könnten in derart kurzer Zeit, in der die Augennerven tatsächlich entstehen, kaum eine so lange fadenförmige Struktur erzeugen.

Auch hier bleibt es allerdings fraglich, in welchem Ausmaß die eingestülpte Augennervenanlage bzw. der in Abb. 30a sichtbare Knoten wirklich zur Bildung des Augennervs verwendet wird und nicht etwa zum Aufbau des Gehirns (andere Autoren pflegen in diesem Zusammenhang von "optischen Ganglien" zu sprechen).

c)Die Apicalplatten

In frühen Keimstreifstadien nehmen die Apicalplatten den ganzen Vorderrand der Kopflappen ein(vgl.Abb.9).Sie werden daher von den Gestaltungsbewegungen 2 und 3 (vgl.p.18,ff)auch zuallererst erfaßt und von diesen aus ihrer Ausgangsposition(vgl.Abb.9,28a,Ap)einmal mediad(vgl.Abb.10-13,27,Ap),zugleich aber auch dorso-caudad verschoben(vgl.p.18,Bewegung 3).Schließlich gliedern sie sich aber in das Gehirn ein,wie es die Abbildungen 27bc und Abb.28b zeigen(vgl.auch Abb.28a mit 28b,Ap).

Im Bereich der Apicalplatten entsteht später die Gehirnkommisur(vgl.Abb.27a-c,Ap),und Teile der Apicalplatten wirken sicherlich auch am Aufbau der Corpora pedunculata mit(vgl.Abb.26a,Ap mit Abb.26b-d).In den auf Abb.9 folgenden Stadien findet man die Apicalplatten jedoch niemals mehr als exakt abgrenzbare Strukturen ausgebildet,sondern stets nur noch als undeutliche, verwaschene Gebilde.

11.Rückblick auf die wichtigsten Kopfbildungs-Vorgänge beim

Embryo von Partharis

Neben einer erstmals ausführlichen Beschreibung der Kopflappenentstehung(kap.2)ist das wichtigste neue Ergebnis dieser frühen Entwicklungsphase das Hervortreten des Medianspaltes zwischen den kopflappen(Abb.7,8,Msp).Dieser Spalt wird gebildet, indem das ursprünglich hier liegende Gewebe vollständig caudalwärts verdrängt und am Caudalende des Medianspaltes zu einer knopfförmigen Stomodäalanlage konzentriert wird.

Die hier aufgehäuften Zellmasse wächst später zur Dorsalwand des Stomodäums aus(Abb.27c,zwischen Stom und Lbra;Abb.24d, W₁₋₃),weshalb dieser Teil gleichsam als ein zwischen den Labralanlagen herausgeschnittener und ins Stomodäum eingefügter Ektodermstreifen aufzufassen ist,m.a.W.:Würde sich das im Spaltbereich zurückgedrängte Gewebe ortsgemäß entwickeln,also die Bildung des Medianspaltes unterbleiben,dann müßte die Dorsalwand des Stomodäums als mediane Clypeo-Labralregion in Abb.18a den Bereich bis etwa zur Augenquernaht einnehmen.Die definitiv im inneren der Kopfkapsel liegende dorsale Wand des Stomodäums

ist den äußeren Teilen des Labrum also vollkommen gleichwertig.

Die ventrale Wand des Stomodäum entstammt gleichfalls einem peripher liegenden Ektodermbereich des Keimstreifs, wie bereits BRUCKMOSER(1965) erkannt hat. Sie entspricht im Stadium der Abb.9 der medianen, poststomatalen, in den Abbildungen schwarzgehaltenen Fläche, die zwischen den Intercalarleisten (Abb.9, Int) gleichsam herausgeschnitten wird und an ihren Seitenrändern mit der Stomodäalanlage zu einer Röhre verwächst. Letztlich ist das Stomodäum also aus zwei Ektodermflächen zusammengesetzt, aus der genannten Fläche in Abb.9 (zwischen den Intercalarleisten) und einer gleich großen, die im Stadium der Abb.18a aus der Mediane des Clypeo-Labrum herausgeschnitten zu denken ist und die - beide übereinandergelegt - an den Seitenrändern miteinander verwachsen.

Das Frontalganglion entsteht aus dem Abschnitt W_2 der Stomodäalanlage (Abb.24a,b) und ist somit ebenfalls als Teil des Medianspaltes aufzufassen. Ursprünglich, d.h. ohne die Verschiebung bei der Bildung des Medianspaltes, würde es eine Position zwischen den beiden Labralanlagen einnehmen und wäre demnach als unpaares, medianes, vorderstes Kopfganglion aufzufassen, das unabhängig vom Gehirn entsteht und dem vordersten Ektodermbereich zwischen den Gehirnanlagen zugeordnet ist.

Ein derartiges Ganglion ist aber bei den Arthropoden unbekannt und innerhalb der Artikulaten lediglich mit dem Scheitelorgan der Polychaeten-Trochophora zu vergleichen, denn letzteres ist ebenfalls unpaarig, entsteht gleichfalls zwischen den Gehirnanlagen, unabhängig von diesen und nimmt den Apex der Trochophora-Epispäre ein. Mithin ergibt sich hier also das wichtige Ergebnis, daß das Frontalganglion der Insekten dem Scheitelorgan der Polychaeten-Trochophora homolog ist, ein Umstand, der für den Vergleich von Insekten- und Polychaetenkopf völlig neue Perspektiven eröffnet (vgl. Kap.D1).

In Wirklichkeit entwickelt sich das Frontalganglion aber nicht am ursprünglichen Orte, sondern am Vorderrand des Stomodäum (Abb.24d). Es folgt jedoch der auswachsenden Stomodäalröhre beständig nach und bleibt daher den Labralanlagen stets genähert, so daß es definitiv eine Position erreicht, die es bei ortssteter Entwicklung (zwischen den Labralanlagen) wahrscheinlich auch eingenommen hätte (Abb.18a, fg). Das Frontalganglion

kann daher trotz der Verlagerung seine ursprünglichen Funktionen voll erfüllen und bleibt - nach wie vor - der vorderen bzw. dorsalen Wand des Stomodäum und den Labralanlagen in völlig gleichwertiger Weise zugeordnet.

Die Frontalkonnektive sind ebenfalls als äußerlich sichtbare Anlagen des Keimstreifs nachweisbar, was bisher noch nie vermutet wurde. Sie sind nämlich im prämandibularen Bereich schon frühzeitig in Gestalt der Intercalarketten (Abb. 10) erkennbar und verbinden von Anfang an den Bereich der Mandibelganglien-Anlage mit dem prospektiven Frontalganglion. Sie bilden gleichsam die Verlängerung der Bauchmarkstränge in den präsegmentalen Kopfbereich hinein und sind im Abschnitt vor K_1 (Abb. 10) als unsegmentiert zu betrachten. Damit ergibt sich hier erstmals ein Hinweis auf die Entwicklung der Frontalkonnektive, der es zugleich erlaubt, das stomatogastrische Nervensystem zum übrigen Nervensystem in sinnvolle Beziehung zu bringen.

Die Anlagen der Intercalarregion erweisen sich somit als von den lateralen Kopflappenbereichen unabhängige Strukturen, so daß die weiter seitwärts entstehenden Gehirnanlagen nur noch als isolierte Bildungen aufgefaßt werden können. Zwar wird man den Gehirnanlagen einen gewissen Kontakt zu den neuralen Strukturen der Medianregion nicht absprechen können, doch verhalten sie sich desungeachtet während der Frühentwicklung völlig unabhängig von dieser. Das zeigen insbesondere die Bewegungen 2 und 3 (vgl. p. 18, ff), da sie in vielfacher Weise auf die Gehirnanlagen einwirken, diese konzentrieren und in die definitive Position bringen, ohne dabei die medianen Bereiche zu berühren.

Erst nach Beendigung der wichtigsten Konzentrationsvorgänge im Kopfbereich (ungefähr im Stadium der Abb. 13) wird eine dauerhafte Verbindung zwischen Gehirn und Bauchmark hergestellt, indem eine Pilembrücke das Caudalende der Gehirnanlagen mit der vorderen Mandibelkommissur (Abb. 10, K_1) verknüpft. Diese Verwachungsstelle erscheint in späteren Stadien als Verdickung im caudalen Gehirnbereich, die als Tritocerebrum bezeichnet wird (vgl. Abb. 25, Region um K_1). Mithin kann das Tritocerebrum nicht - wie allgemein behauptet wird - als ein ins Gehirn emporgeschiebtes somatisches Ganglion betrachtet werden, sondern lediglich als Verwachungsstelle von Gehirn und Bauchmark.

Auch die sogenannte Tritocerebral-Kommissur, die angeblich

beim Emporrücken des Tritocerebralganglion. ins Gehirn hinter dem Schlund zurückgeblieben sein soll, ist bisher stets unrichtig gedeutet worden. In Kap. 9 konnte sie nämlich als vorderste Mandibelkommissur identifiziert werden, womit die angebliche Segmentnatur des Tritocerebrum vollends unwahrscheinlich wird. Die bisherige Deutung des Tritocerebrum ist damit unhaltbar geworden.

Weitere bemerkenswerte Befunde sind: Die Entstehung des Antennen-Nervs aus dem zu einem Strang ausgedehnten Neuroblastenmaterial des Antennen-Ganglion und die Ausbildung des Augennervs als seitliche Kopflappen-Einstülpung (Abb. 30a, Augn).

Als Gesamtergebnis der vorliegenden Arbeit ergibt sich, daß der prämandibulare Kopfbereich von *Cantharis* als unsegmentiert aufzufassen ist, denn das bisher stets durch seine Ganglienanlage identifizierte Intercalarsegment hat sich bei genauerer Untersuchung der Intercalarregion nicht in zu erwartender Weise nachweisen lassen, und die Segmentnatur der Antennen wird durch deren Entstehung am frühen Keimstreif-Stadium bereits hinreichend widerlegt (vgl. p. 14), während zusätzliche, noch vor den Antennen liegende Segmente ohnehin undiskutabel sind (vgl. MATSUDA, 1965).

Die unsegmentierte prämandibulare Region entspricht bei *Cantharis* genau der primären Keimanlage (Abb. 1), eine Übereinstimmung, die hier sicherlich rein zufällig ist. Soweit dem Verfasser jedoch bekannt, gibt es aber überhaupt bei den Insekten keine noch kürzere Keimanlage, m.a.W.: Selbst der extremste Insekten-kurz-(Kopf-)Keim umfaßt stets mindestens noch den hier für *Cantharis* als unsegmentiert beschriebenen Kopfbereich. Das aber scheint kein Zufall mehr zu sein, sondern ein Hinweis auf grundsätzliche Unterschiede zwischen dem prämandibularen Abschnitt und dem Rest des Keimstreifs, ein Hinweis auf den Unterschied zwischen unsegmentiertem und segmentiertem Körperbereich. Sollte dieser Befund für die Insekten wirklich voll allgemeingültig sein, dann wäre damit ein wichtiger zusätzlicher Beweis für die Richtigkeit obiger Ergebnisse geliefert.

Damit soll aber nicht etwa behauptet werden, nur teloblastisch erzeugte Metameren seien auch echte Segmente. Wie der Kopf-Thorax- bzw. der Kopf-Rumpf-keim der Insekten zeigen, sind bei die-

sen gegenüber dem Kurz-(Kopf-)Keim höherentwickelten Keimanlagetypen segmentierte Körperregionen bereits zu einem Bestandteil der Keimanlage geworden, Regionen, die beim Kurzkeim erst durch teloblastische Wachstumsvorgänge erzeugt werden. Für den Segmentwert eines Metamers ist dessen Entstehungsweise also bedeutungslos.

Bevor das oben angeführte Hauptergebnis jedoch völlig glaubhaft werden kann, ist noch ein Argument zu entkräften, das immer wieder für eine Kopfsegmentierung ins Feld geführt wird - das Vorkommen angeblich segmentwertiger Cölomhöhlen im Vorderkopfbereich.

Der Wert derartiger Cölomhöhlen ist eigentlich schon suspekt, seit sich erstmals zeigte, daß selbst in den Labralanlagen noch Cölomhöhlen oder doch wenigstens kompakte Mesodermhäufchen auftreten, obwohl dort heute kein einsichtiger Betrachter mehr eine Segmentierung vermutet (vgl. MATSUDA, 1965). Sodann finden sich metamer angeordnete mesodermale Elemente auch im Kopfbereich anderer Tiere, ohne daß bei diesen damit automatisch zugleich auch eine Segmentierung verbunden wäre.

So bei dem Polychaeten *Scoloplos armiger* (ANDERSON, 1959), bei dem die mesodermalen Teloblasten ihre Teilungsfähigkeit früher erlangen als die ektodermalen. Demgemäß bilden sich Mesodermstreifen, die länger sind als der gleichzeitig teloblastisch erzeugte Ektodermbereich, Mesodermstreifen, welche in die der primären Keimanlage zugehörnde unsegmentierte Mundregion eindringen und hier drei paarige Cölomhöhlen bilden, die später mit denen der beiden vordersten postoralen Segmente zu einem einheitlichen Kopfcölom verschmelzen. Da nach Unterlagerung durch die Cölomhöhlen in diesem primären Ektodermbereich weder Segmentgrenzen noch Ganglien entstehen, läßt sich wohl kaum ernsthaft behaupten, diese Region sei dadurch segmental organisiert worden. Stattdessen wird man mit ANDERSON vielmehr das erste teloblastisch erzeugte Ektodermmetamer auch als erstes Körpersegment bezeichnen.

Nicht jedes Cölomhöhlen-Paar ist also auch ein Segmentindiz, was insbesondere bei der Deutung des Cöloms im Insektenkopf bedenkenlos mißachtet wird und was zu einer erheblichen Überforderung dieses Kriteriums geführt hat. Nach Meinung des Autors sind die Cölomhöhlen im prämandibularen Bereich des Insekten-

kopfes für den Nachweis einer Segmentierung sogar absolut unbrauchbar, wie folgendes Beispiel zeigen mag:

Die einzigen als Segmentindiz auch heute noch voll anerkannten Cölomhöhlen im Kopfbereich der Insekten sind die der Antennen. Bei *Cantharis* haben diese im Stadium ihrer deutlichsten Ausbildung das in Abb. 36a (Antcoel) erkennbare Format. Vergleicht man eine derartige Cölomhöhle mit der in einem "gleichwertigen" Extremitäten-tragenden Segment (Abb. 36b, Thoraxsegment 2), dann erkennt man sogleich, daß es sich hier gar nicht um eine echte, segmentwertige Cölomhöhle handelt, sondern lediglich um die Mesodermauskleidung der Antennenknospe. Eine gleichwertige Mesodermauskleidung findet auch auch in den Knospen der Thorax-Extremitäten (Abb. 36b, Thor-Mes). Da neben dieser als Segmentkriterium wertfreien Cölomhöhle in jeder Hälfte des Thoraxsegmentes aber noch eine weitere, nämlich die echte Cölomhöhle (Abb. 36b, Coel) vorhanden ist, besitzt jedes derartige Segment jederseits zwei, insgesamt also vier Cölomhöhlen, und doch betrachtet niemand dieses Segment deshalb als ein Doppelsegment. So wenig nun ein Thoraxsegment vier echte als Segmentindizien anerkennbare Cölomhöhlen aufweist, so wenig hat die Antennenregion deren zwei. Niemals kann allein die mesodermale Auskleidung einer Extremitätenknospe als segmentwertige Cölomhöhle anerkannt werden.

Eine Erklärung für das Auftreten von Antennen-Cölomhöhlen bzw. der mesodermalen Auskleidung thoracaler Extremitätenknospen liefert ohne Schwierigkeiten jener auch dem Mesoderm zukommende Mesenchymcharakter, demzufolge auch alle asegmentalen Bereiche des Körpers mit Mesoderm versorgt werden. Wenn derartiges Material nun die Antennenknospe auskleidet und hier - gemäß deren Rundung - gleichfalls gerundete Form annimmt und in Schnittpräparaten als Cölomhöhle erscheint, dann hat dieser Umstand nicht die geringste Beweiskraft für das Vorhandensein eines Segmentes.

Da demnach nicht einmal das verhältnismäßig deutlich ausgebildete Antennencölom als Segmentindiz annehmbar ist, sind es die vor diesem liegenden undeutlicheren Mesodermstrukturen umso weniger und deren Vorhandensein im prämandibularen Bereich des Keimstreifs also auch kein Hindernis für die Annahme eines unsegmentierten prämandibularen Kopfabschnittes bei *Cantharis*.

D.Vergleichende Betrachtungen

Vergleiche der am Cantharisembryo erarbeiteten Befunde mit entsprechenden Ergebnissen anderer Insekten wurden - soweit unmittelbare Vergleiche möglich und notwendig sind - bereits jeweils im Vorstehenden durchgeführt. Aber auch Befunde, die bislang nur eine indirekte Bestätigung erlangen können, sind nach Ansicht des Verfassers als durchaus allgemeingültig für die Insekten zu betrachten.

Für die Myriapoden gilt entsprechendes, soweit keine grundsätzlichen Unterschiede zwischen Insekten und Myriapoden betroffen sind. Hinsichtlich der Gehirnentwicklung vergleiche man beispielsweise die Transversaläste der "cephalen Ganglienrinne" bei Scolopender (HEYMONS, 1901, Abb. 13) und die medianen "Gehirngruben" bei Glomeris (DOHLE, 1964) mit den Cerebralfurchen von Cantharis und bezüglich der Entwicklung des Stomodäum die entsprechenden Ergebnisse von TIEGS (1941).

Inwieweit Übereinstimmungen mit anderen Artikulaten vorhanden sind, sei nun im folgenden untersucht.

1. Vergleich von Tracheaten- und Polychaetenkopf anhand der für Cantharis erarbeiteten Ergebnisse

Ein unmittelbarer Vergleich von Insekten und Polychaeten ist erlaubt, weil eine mehr oder minder direkte Verwandtschaft zwischen beiden infolge zahlreicher Ähnlichkeiten unbezweifelbar ist. Gibt es über diese Verwandtschaftsbeziehungen heute auch keine Meinungsunterschiede mehr, so ist es gleichwohl noch immer nicht gelungen, auch nur eine einzige konkrete Struktur in beiden Gruppen zu homologisieren.

Am einfachsten müßte noch das Homologon des unsegmentierten Polychaetenvorderendes, des Akron, am Insektenkopf nachzuweisen sein, und man hat sich auch vielfach bereits darum bemüht - bis heute jedoch ohne überzeugenden Erfolg. So läßt ROONWAL (1938) beispielsweise lediglich einen imaginären prälabralen Bereich als Akron gelten, wohingegen HOLMGREN-HANSTRÖM-SNODGRASS den Vorderkopf einschließlich der Antennen als unsegmentiertes Akronäquivalent betrachten. Zwischen diesen Extremen gibt es noch zahlreiche weitere Kopfdeutungstheorien, die nahezu alle

verbleibenden Denkmöglichkeiten ausschöpfen, ohne die vorhandene Problematik jedoch aufheilen zu können. Dieser Umstand zeigt, wie fragwürdig alle bisherigen Deutungsversuche immer noch sind.

Auch die heute allgemein anerkannte Theorie von der Segmentierung des Insektenkopfes, nach der die präantennale Region als Akron zu deuten ist, bietet weniger eine sinnvolle Lösung der bestehenden Homologisierungs-Probleme als einen Kompromiß, der sich auf der Mittellinie zwischen den extremen Auffassungen angesiedelt hat. Es ist daher notwendig, diese Fragen noch einmal neu zu durchdenken, um überzeugendere Möglichkeiten für ein Verständnis der Beziehungen zwischen Polychaeten und Insekten aufzufinden. Das soll hier nun geschehen.

Mangelhafte Kenntnisse von der Gehirnentwicklung und daraus resultierende unzutreffende Auffassungen von der Gliederung des Insektengehirns bildeten wahrscheinlich bisher das Haupthindernis für ein richtiges Verständnis der Gemeinsamkeiten von Insekten- und Polychaetenkopf. Die scheinbar sicheren Beweise für das Vorhandensein einer Segmentierung im Insektengehirn veranlaßten die Embryologen, in den übrigen Arthropodengruppen ähnliches zu vermuten, bis man schließlich gar schon im Polychaetengehirn nach einer Segmentierung zu suchen begann.

Inzwischen hat sich das Polychaetengehirn jedoch einwandfrei als unsegmentiert erwiesen (KORN, 1959; AKKESSON, 1961, 1962, 1965), und nach den Untersuchungen an *Cantharis* gilt dasselbe auch für das Insekten- bzw. Tracheatengehirn. Dadurch sind die Gehirne beider Gruppen unmittelbar miteinander vergleichbar geworden.

Konkret ergibt sich aus den Untersuchungen an *Cantharis*, daß der ganze prämandibuläre Kopfbereich der Tracheaten als Akronäquivalent aufzufassen ist. Damit hat der Akronbereich des Tracheatenkopfes eine bisher noch nie vermutete Größe erreicht, so daß erstmals nun auch die Homologisierung von Einzelstrukturen möglich geworden ist. Das soll im folgenden gezeigt werden.

Für einen Vergleich mit den Tracheaten sind nur solche Polychaeten geeignet, die im präsegmentalen Bereich möglichst zahlreiche klassifizierbare Kopfanhänge tragen; je mehr, desto besser, weil ein Vergleich dann auch um so differenzierter ausfallen kann. Gerade die erranten Polychaeten-

arten mit dafür geeigneten, zahlreichen Kopfanhängen sind embryologisch aber schlecht bearbeitet, weil sie verhältnismäßig kleine, schwierig zu untersuchende Eier haben. Daher kann hier nur auf eine einzige hinreichend gründlich untersuchte Gattung zurückgegriffen werden, auf *Harmothoe* (*Polynoinae*) (KORN, 1959; AKKESSON, 1965). Arten dieser Gattung haben fünf präsegmentale Kopfanhänge und sind damit für einen derartigen Vergleich gut geeignet. Ferner verfügt *Harmothoe* über den Vorteil, zweifach untersucht worden zu sein, womit die ontogenetischen Befunde gut genug gesichert erscheinen.

Als Vergleichsobjekt wählte ich das Nektochaeten-Stadium von *Harmothoe* (Abb. 32), weil bei diesem erstmals sämtliche Anlagen der Kopfanhänge erkennbar sind. In dieser Hinsicht entspricht die Nektochaete dem Stadium der Abb. 9-10 von *Cantharis*, in dem gleichfalls die Kopfanhänge erstmals hervortreten. Sonst sind beide einander aber nicht gleichwertig, da die Nektochaete ein freischwimmendes Larvenstadium, *Cantharis* im Stadium der Abb. 9-10 aber lediglich ein frühes Embryonalstadium darstellt. Daraus resultiert wohl auch die Unvergleichbarkeit von Gehirnanlagen und Stomodäum beim Nebeneinanderstellen von Abb. 9-10 und Abb. 32, da diese bei *Harmothoe* bereits mehr oder weniger definitive Positionen erreicht, bei *Cantharis* aber die Verlagerung noch gar nicht begonnen haben. Abb. 32 sei trotzdem präsentiert, um die folgenden Ausführungen anschaulicher zu machen.

Die infolge des unterschiedlichen Entwicklungszustandes erreichte verschiedenartige Organisation beider Objekte erschwert einen Vergleich zusätzlich (hier der flächenhafte *Cantharis*-Embryo, dort die kugelförmige, körperhafte Nektochaete). Infolgedessen sind nur relative Lageübereinstimmungen zwischen beiden möglich, für die sich als Bezugssystem die apicale und die caudale Begrenzung des Akron, sowie die Beziehungen zu den Gehirnanlagen eignen. Die Anlage des Stomodäums ist als Bezugspunkt unbrauchbar, da deren Entstehung bei *Cantharis* und *Harmothoe* keine Gemeinsamkeit erkennen läßt, wohingegen die Gehirnanlagen in beiden Fällen identische Verlagerungsbewegungen ausführen, bzw. bei der Nektochaete bereits ausgeführt haben.

Zu vergleichen sind im folgenden: Der prämandibuläre Kopfbereich von *Cantharis* mit dem präsegmentalen Bereich bei *Harmothoe*. Letzterer ist nicht besonders gekennzeichnet, doch gehören nach KORN die Tentakelzirren (Abb. 32, Tc) bereits dem ersten

Körpersegment an, während die Stomodaalregion noch zum präsegmentalen Bereich zu rechnen ist.

Unter den genannten Voraussetzungen ergeben sich folgende Entsprechungen zwischen *Cantharis* und *Harmothoe*:

1.) Die *Cantharis*-Antennen (Abb. 8, 9, Ant) und die Palpen von *Harmothoe* (Abb. 32, 1') sind einander homolog. Begründung: Beide liegen im hintersten Bereich der präsegmentalen Region, und beide stehen in gleichartigen Beziehungen zum Hinterrand der Gehirnanlagen. Als Antennen bzw. Palpen haben demnach stets die hintersten Kopfanhänge im Akronbereich zu gelten.

2.) Die Labralanlagen von *Cantharis* (Abb. 7-9, Lbra) und die Medianantenne von *Harmothoe* (Abb. 32, Ma) sind gleichfalls homologe Strukturen. Begründung: Beide liegen im vordersten medianen Bereich des Akron zwischen den Vorderabschnitten der Gehirnanlagen und sind - generell betrachtet - stets die vordersten Kopfanhänge im Akron.

Die Paarigkeit der Labralanlagen steht einer solchen Auffassung keineswegs entgegen, da sie lediglich sekundären Ursprungs ist, entstanden bei der Bildung des Medianspalt (Abb. 7, 8, Msp). Sie stellt im Gegenteil sogar ein wertvolles positives Argument für die Herleitung der Labralanlagen von einer unpaaren Polychaeten-Antenne dar (siehe weiter unten).

3.) Auch die Gehirne beider Arten sind einander homolog. Begründung: Beide entstehen ausschließlich im Akronbereich aus voneinander und vom Bauchmark isolierten paarigen Anlagen. Diese verwachsen sekundär mit dem Bauchmark und nach gleichartiger Verlagerung auch miteinander. Schließlich entsteht in jedem Falle ein unpaares Oberschlundganglion, das dem verschieden hohen Organisationsgrad der Kopfsinnesorgane entsprechend allerdings verschieden hoch organisiert und dementsprechend in beiden Gruppen auch unterschiedlich gestaltet ist.

4.) Derart weitreichende Übereinstimmungen zwischen *Cantharis* und *Harmothoe* machen fernerhin auch eine Entsprechung der stomatogastrischen Nervensysteme beider Arten wahrscheinlich (siehe weiter unten).

Zu 1 (vgl.p.52):

Schon lange wird von HOLMGREN-HANSTRÖM(vgl.HANSTRÖM,1928, p.354) - gestützt auf vergleichend-anatomische Untersuchungen am Gehirn von Polychaeten und Arthropoden - behauptet, das Antennenganglion der Insekten sei nicht als Ganglion eines während der Phylogenese cephalisierten somatischen Segmentes aufzufassen, sondern lediglich als Teil des unsegmentierten Gehirns.

Das Insektengehirn ist nach Auffassung dieser Autoren dem Gehirn der Polychaeten weitgehend homolog und auch im Hinblick auf dessen differenziertere Ausgestaltung von diesem herzuleiten. Dabei soll das System "Corpora pedunculata - Tractus olfactorio-globularis - Antennalglomeruli" des Insektengehirns durch Unterteilung der Polychaeten-Corpora pedunculata entstanden sein, wofür insbesondere der "Traktus" als Beweis angesehen wird, da dieser bei der erwähnten Unterteilung ähnlich entstanden zu denken sein soll wie der Faden zwischen den Hälften eines ausgereckten Kaugummis.

Damit ist hier die Frage aufgeworfen, ob derartige Gehirnstrukturen der Artikulaten überhaupt als homologe Bildungen aufgefaßt werden können, was manche Forscher jedoch bezweifeln: So beziehen sich FAHLANDER(1938), KORN(1959) und SIEWING(1963) auf die Arbeit von GRÄBER(1933), der für Oniscus "tritocerebrale Riechglomeruli" beschreibt, Glomeruli, die bei anderen Arthropoden nur im Deutocerebrum anzutreffen sind. Die vorgenannten Autoren folgern daraus, die Antennalglomeruli der Arthropoden könnten - contra HOLMGREN-HANSTRÖM - nicht durchweg als homologe Strukturen betrachtet werden.

Dieser Einwand scheint mir aber nicht sehr gravierend zu sein, da die beiden Antennen einer jeden Seite bei Oniscus verhältnismäßig dicht beieinander aus derselben Gehirnregion entspringen, so daß eine Umorientierung der Riechglomeruli von den ersten auf die zweiten Antennen ohne besondere Schwierigkeit und ohne schwerwiegende Konsequenzen möglich sein müßte.

Ein weiteres Gegenargument liefert v. HAFFNER(1962), der bei Lumbriconereis fragilis im "vorderen Abschnitt des Hinterhirns" eine bisher noch unbekannte assoziative Struktur entdeckt hat, die er als "Corpus pedunculatum" bezeichnet. Aus der Existenz dieser aberranten Gehirnstruktur glaubt jener Autor folgern zu müssen, die Corpora pedunculata der Artikulaten seien keine

homologen Strukturen, da derartige Bildungen offenbar auch in beliebigen anderen Gehirnbereichen entstehen und nicht nur - wie bisher bekannt - im Mittelhirn allein.

Doch auch dieser Einwand ist nicht unanfechtbar. Wie mir scheint, liefert bereits von HAFFNER selbst eine bessere Deutungsmöglichkeit: Dieser Autor stellt in der genannten Arbeit nämlich eine morphologische Reihe von Gehirntypen der Eunicidae dar, die er aufeinander bezieht und voneinander abzuleiten versucht, die er aber letztlich doch nicht als einheitliche phylogenetische Reihe gelten lassen will. Würde man das aber trotzdem einmal als Gegebenheit voraussetzen - nach meiner Ansicht keine besonders unrealistische Möglichkeit - und Lumbriconereis von Nematonereis herzuleiten versuchen, dann müßte der von diesem Autor bei Lumbriconereis als "vorderer Abschnitt des Hinterhirns" bezeichnete Gehirnbereich in Wirklichkeit als hinterer Teil des Mittelhirns betrachtet und dem Mittelhirn von Nematonereis gleichgesetzt werden, soweit dieses zweilappig ausgebildet ist (vgl. v. HAFFNER, 1962). Der fragliche Abschnitt des Gehirns von Lumbriconereis wäre dann durch Verwachsung dieses zweilappigen Mittelhirnbereiches von Nematonereis entstanden zu denken, wobei sich das Lumen der Median-Antennen-Durchbohrung auf deren in Abb. 27d (vgl. v. HAFFNER, 1962) sichtbaren vordersten Bereich beschränkt haben müßte, so daß der auf diese Weise entstandene "Blutkanal" bzw. die "mediane Durchbohrung" (v. HAFFNER, 1962, Abb. 21) bei Lumbriconereis keineswegs die Hintergrenze des Mittelhirns markiert, sondern vor dessen Hinterrand gelegen ist und in Wirklichkeit lediglich den Vorderrand der Medianantenne kennzeichnet. Das "Corpus pedunculatum" müßte demnach also wohl durchaus zum Mittelhirn gerechnet und dessen Unpaarigkeit durch die oben erwähnte Verwachsung erklärt werden. So gesehen erscheint es durchaus mit den Corpora pedunculata anderer Polychaeten vergleichbar.

Ob solche Gehirnstrukturen nun tatsächlich phylogenetisch gebunden sind oder ob sie auch unabhängig voneinander entstehen können, läßt sich derzeit noch nicht abschließend beurteilen, doch gibt es nach meiner Ansicht noch immer keine ernsthaften Argumente gegen die "HOLMGREN-HANSTRÖMSche Theorie".

Unabhängig von derartigen Erwägungen weisen auch schon die weitgehenden Übereinstimmungen in der Ontogenese dieser Kopfanhänge auf eine Entsprechung von Polychaeten-Palpen und Insekten-Antennen: So beginnt

nach AKKESSON(1965) die Palpenentwicklung bei Harmothoe im prospektiven Rüsselmesöderm. Dessen antero-laterale Abschnitte formieren sich zu Knospen und wachsen als solche zu je einem kräftigen Strang aus, der von der Pharynxanlage bis unter die postero-ventralen Regionen der Gehirnanlagen peripherwärts vordringt. Erst dann brechen die bis dahin äußerlich noch nicht erkennbaren Palpenanlagen verhältnismäßig plötzlich als kolbenförmige Gebilde aus der Oberfläche der Episphäre hervor, indem sie die dortigen caudalen Partien der Gehirnanlagen schlauchförmig emporwölben(Abb.32, oben, P). Das Palpenektoderm entstammt also vollständig dem postero-ventralen Bereich der Gehirnanlagen.

Ähnliches berichtet auch KOKN, der ausdrücklich betont, die Palpenanlagen seien anfangs überhaupt nicht von den caudalen Gehirnbereichen abgrenzbar. Dieser Umstand entspricht aber der Entstehung der Antennen bei Cantharis vollständig(vgl. Abb.8).

Leider sind die Polychaeten-Palpen aber noch immer nicht generell miteinander homologisierbar. Sogar deren exakte Definition ist teilweise noch umstritten(vgl. v. HAFNER, 1959, AKKESSON, 1962). Doch gerade eine grundlegende Klärung der Homologieverhältnisse bei den Prostomialanhängen der Polychaeten wäre für weitere vergleichende Betrachtungen dringend erforderlich. Zwar deutet bereits HANSTRÖM(1928) einige derartige Möglichkeiten an, wenn er p.281 Sedentariiergruppen nennt, deren Kopfanhänge er für umgewandelte Palpen hält, doch müßte das im einzelnen erst noch exakt überprüft werden.

Daher lassen sich seitens der Polychaeten auch nur wenige zusätzliche Bestätigungen für die vorgenannte Übereinstimmung zwischen Cantharis und Harmothoe anführen. Immerhin sind wenigstens die Palpen von Polynoe(HÄCKER, 1895) denen von Harmothoe zweifelsfrei gleichwertig, obwohl deren Beziehung zu den Gehirnanlagen unklar bleibt. Auch die Palpen von Pisone remota(AKKES-SON, 1961) dürften den Tracheaten-Antennen homolog sein, vielleicht sogar die Tentakel von Polygordius(WOLTERECK, 1902), was sich allerdings aus den vorliegenden Abbildungen nicht sicher erschließen läßt.

Zu 2 (vgl. p.52)

Vergleicht man das voll ausgebildete Labrum von Cantharis (Abb.16-18a, Lbr) mit der Medianantenne von Harmothoe(Abb.33, oben,

Ma), dann mag die Homologisierung beider zunächst als ein fragwürdiges Unterfangen erscheinen: Hier eine nahtlos in die Kopfkapsel eingefügte Platte (Abb. 18a, Lbr) - dort ein extremitätenartiger Kopfanhang (Abb. 33, oben).

Tatsächlich ist das Labrum aber nichts weniger als eine einfache Platte. In Abb. 15 nimmt es beispielsweise jenen äußerlich sichtbaren Bereich der Kopfkapsel ein, dessen Breite durch den zweilappigen Labralvorderrand (Lbr) gekennzeichnet ist und der von Lbra bis zum Vorderrand des Labrum reicht, hier aber umbiegt und als Dorsalwand des Stomodäum bis zum Punkte X (Abb. 25) in dieses hineinzieht. Das Labrum ist also ein durchaus körperhaftes Gebilde, dessen definitive Gestalt (Abb. 18a) - isoliert betrachtet - einem U-förmig gebogenen Papierstreifen gleicht, womit es als beidseitig aufgeschlitzter schlauchförmiger Kopfanhang gelten kann, der seitlich mit der Kopfkapsel verwachsen ist.

Nach Verschmelzung der vorübergehend paarigen Labralknospen zu einem unpaaren Labrum (vgl. Abb. 14) entsteht durch deren gemeinsames Auswachsen zunächst ein kurzer abgeplatteter Schlauch (Abb. 15, Lbr). Indem dessen basale Lateralseiten wachstumsaktiv werden, seitlich mit den Antennen Kontakt aufnehmen (Abb. 15) und zur Labralspitze emporwachsen, entsteht am Vorderrand der Kopfkapsel eine geradlinige, transversal verlaufende Front, welche die Basen beider Antennen miteinander verbindet (vgl. Abb. 14 mit Abb. 15-18a). Dabei wird der in Abb. 15 sichtbare, hier noch schlauchförmig gestaltete vordere Labralbereich (Lbr) seitlich soweit "aufgeschlitzt", daß im Stadium der Abb. 18a nur noch dessen vorderster Spitzenabschnitt unverändert extremitätenartig erhalten geblieben ist.

Das Labrum zeigt mithin im Verlauf der Ontogenese durchaus Stadien, in denen es mit einem unpaaren, schlauchförmigen Kopfanhang vergleichbar ist. Seine definitiv davon abweichende Gestalt wird lediglich durch die Verwachsung mit der Kopfkapsel bedingt.

Während das Labrum in sich ungegliedert ist, besteht die Medianantenne von Harmothoe nach AKKESSON (1965) aus zwei verschiedenartigen Abschnitten, dem basalen Kerato-(Palpo-)phor und dem distalen Stylus (vgl. Abb. 33, oben und Abb. 34). Die äußerliche Verschiedenheit dieser Abschnitte kennzeichnet auch einen verschiedenartigen inneren Aufbau: Der Stylus ist ein massiver Ektoderm-Dorn, der median lediglich von den Antennennerven durchzogen

wird(vgl.Abb.34),das Keratophor hingegen mit einem großen zentralen,von Mesoderm ausgekleideten Hohlraum versehen(Abb.34).

Vergleicht man eine derartige Medianantenne mit dem Labrum(Abb.15),dann erkennt man sofort,daß sich die Homologie bei-der nur auf den basalen Abschnitt der Medianantenne,das Keratophor,beziehen kann,der Stylus aber bei Cantharis reduziert und - rein zufällig - hier vielleicht noch durch den Labralzahn (Abb.18a,vor Fg)angedeutet ist.

Diese Übereinstimmung ist aber auch unmittelbar überzeugend,denn man braucht sich das Keratophor nur seitlich aufgeschlitzt und in den übrigen Kopfbereich einbezogen zu denken(vgl.Abb.33,oben),um völlig identische Verhältnisse mit denen des Cantharis-Kopfes zu erhalten.Sogar die Relationen des Keratophors zum Gesamtkopf(vgl.Abb.33,oben mit Abb.15,Lbr)würden ziemlich genau denen des Labrum bei Cantharis entsprechen. Die Homologie von Labrum und Medianantennen-Keratophor ist daher kaum noch bezweifelbar.

Insgesamt sprechen also folgende Argumente für die oben dargelegte Homologie:

- 1.)die übereinstimmenden Lagebeziehungen gemäß Punkt 2,p.52,
- 2.)die in der Ontogenese erst sekundär auftretende Zerteilung der Labralregion in paarige Labralknospen und deren erneute Verschmelzung und
- 3.)der Aufbau des Medianantennen-Keratophors bei Harmothoe(bzw. bei Polychaeten-Antennen allgemein,Abb.34)im Vergleich zu gewissen Entwicklungsstadien des Insekten-Labrum(Abb.15).

Zu 3 (vgl.p.52):

Über die Entwicklung des Polychaeten-Gehirns habe ich mich bei KORN(1959)und besonders bei AKKESSON(1961,1962,1965)informiert.Diese,aber auch die älteren Autoren berichten übereinstimmend von paarigen,voneinander und vom Bauchmark isolierten Gehirnanlagen,die als Wucherungen der Trochophora-Episphäre entstehen.Diese Wucherungen treten nach AKKESSON stets zuerst auf der Ventralseite der Episphäre,unmittelbar vor dem Prototroch auf(ziemlich genau dort,wo in Abb.32,unten,die Palpen eingezeichnet sind).Sie liegen hier dicht vor den somatischen

Platten der Hyposphäre, deren Medianbereich die Anlage des Bauchmarks darstellt. Durch Proliferation entstehen dann - manchmal schon sehr früh in der Ontogenese - Zellbrücken, welche die Gehirnanlagen mit den medio-ventralen Bereichen der Hyposphäre, dem prospektiven Bauchmarksvorderende also, verbinden und auf diese Weise die Schlundkonnektive erzeugen. Bemerkenswerterweise wird aber immer wieder betont, die so entstehenden Schlundkonnektive seien sekundäre Bildungen, also nicht von vornherein durch Anlagen repräsentiert.

Aus ihrer anfänglich ventralen Position wandern die Gehirnanlagen stets in eine mehr dorsale Lage (Abb. 32, oben), wo sie miteinander zu einem einheitlichen Oberschlundganglion verwachsen.

Als Summe aller bisherigen Erkenntnisse von der Gehirnentwicklung ergibt sich somit: Das Polychaeten-Gehirn ist stets ausschließliches Produkt des präsegmentalen Kopfbereiches und daher unsegmentiert, wie kompliziert auch immer es definitiv gestaltet sein mag. Niemals hat sich bisher die Cephalisierung somatischer Ganglien bei Polychaeten eindeutig nachweisen lassen.

Bei Cantharis entsteht das Gehirn völlig gleichartig (vgl. Kap. 10), nämlich ebenfalls aus paarigen, isolierten Anlagen, die nach gewissen Verlagerungen sekundär mit dem Bauchmark und miteinander verwachsen. Eine Gehirngliederung nach funktionstedingten Gesichtspunkten ist zwar vorhanden, aber keine Segmentierung. Damit herrscht völlige Übereinstimmung zwischen dem Cantharis- und dem Polychaeten-Gehirn.

Zu 4 (vgl. p. 52): Vergleich des stomatogastrischen Nervensystems von Cantharis mit dem der Polychaeten.

Die Entwicklung des stomatogastrischen Nervensystems der Polychaeten ist noch weitgehend unbekannt. Sofern Autoren dennoch davon berichten, handelt es sich stets schon um Stadien nach der Pilembildung, Stadien also, die immer schon den definitiven Verhältnissen entsprechen und mithin über die Vorgänge bei der Frühentwicklung nichts aussagen.

Das stomatogastrische Nervensystem der adulten Polychaeten ist hingegen gut bekannt. Es ist sehr verschiedenartig ausgebil-

det und insgesamt kaum in Regeln zu fassen. Den entsprechenden Verhältnissen der Insekten am nächsten stehen die Eunicidae (v. HAFFNER, 1962) und *Hermione hystrix* (BERNERT, 1926), bei denen stets zwei stomatogastrische Nerven (entsprechend den Frontalkonnektiven der Insekten) ausgebildet sind, die (im Gegensatz zu den Insekten) vom Vorderhirn entspringen und zum Ösophagealganglion (entsprechend dem Frontalganglion der Insekten) ziehen (vgl. Abb. 35e). Nach HANSTRÖM (1928) können die stomatogastrischen Nerven der Polychaeten grundsätzlich aber sowohl aus dem Vorderhirn entspringen, als auch von beliebigen Stellen der Schlundkonnektive und sogar vom vordersten Bauchmarkganglion.

Eine Erklärung für diese Differenzen gibt es nicht. v. HAFFNER (1959) und AKKESSON (1962) vermuten, das stomatogastrische Nervensystem sei hier - im Gegensatz zu dem der Insekten - noch nicht endgültig fixiert. Mithin läßt es sich derzeit nicht einmal innerhalb der Gruppe der Polychaeten homologisieren, geschweige denn mit dem der Arthropoden.

Immerhin sollte bei den zahlreichen bereits dargelegten Übereinstimmungen zwischen *Cantharis* und *Harmothoe* auch der Versuch gemacht werden, die *Cantharis*-Ergebnisse von der Entstehung des stomatogastrischen Nervensystems probeweise auf die Polychaeten zu übertragen. Eine umfassende Deutung dieser Art wurde noch nie versucht, weil offenbar bisher in keiner Artikulatengruppe die Entstehung des stomatogastrischen Nervensystems in dafür hinreichend genauer Weise bekannt gewesen ist. Nachdem jedoch für *Cantharis* eine Erklärungsmöglichkeit vorliegt, lassen sich in Anlehnung daran vielleicht auch die diesbezüglichen Verhältnisse der Polychaeten enträtseln.

Bei *Cantharis* entstehen die Frontalkonnektive (Abb. 18a, 25, Fk) - wie p. 29, ff bereits dargelegt - in geradliniger Verlängerung des Bauchmarks und verbinden von Anfang an das Bauchmark-Vorderende mit dem Frontalganglion. Das Gehirn entwickelt sich demgegenüber zunächst unabhängig von den medianen Anlagen der Frontalkonnektive, verwächst aber schließlich mit diesen im Punkte K_1 (Abb. 10, 25). Nach der Verwachsung bemerkt man von den ursprünglichen Verhältnissen nichts mehr, sondern gewinnt jetzt den Eindruck, als wären Bauchmark und Gehirn von Anfang an in der vorliegenden Form miteinander verbunden gewesen.

Wenn von den Polychaeten berichtet wird, die Frontalkonnek-

Die zw.stomatogastrischen Nerven entspringen aus dem Vorderhirn, von den Schlundkonnektiven oder vom vordersten Bauchmarksganglion, dann darf man diese Verhältnisse möglicherweise ebensowenig wie jene bei Cantharis als von vorneherein gegeben betrachten. Würde man bei deren Entstehung ähnliche Verhältnisse voraussetzen wie bei Cantharis, dann ließen sich nach Ansicht des Verfassers alle diesbezüglichen Varianten durch die Entstehungsweise erklären. Man müßte dann also annehmen, die isolierten Gehirnanlagen verwachsen bei verschiedenen Polychaetenarten mit unterschiedlichen Bereichen der paarigen, vom Bauchmark zum Frontalganglion zishenden "konnektivalen Stränge" (vgl. Abb. 35a, Strecke zwischen Bg₁ und Oeg).

Verwachsen beispielsweise die Gehirnanlagen unmittelbar mit den "konnektivalen Strängen", etwa in der Mitte zwischen dem vordersten Bauchmarksganglion und dem Oesophagealganglion (Abb. 35a), dann würden nach der Verwachsung die vor dem Gehirn liegenden Abschnitte dieser Stränge als stomatogastrische Nerven aus dem Vorderhirn entspringen, die hinter der Verwachsungsstelle liegenden dagegen als Schlundkonnektive ins Gehirn einmünden.

Kommt man an, unabhängig von dieser direkten Verwachsung wüchse vom Gehirn eine zusätzliche Zellbrücke aus, die gleichfalls mit den "konnektivalen Strängen" Verbindung gewänne, dann entstünden Schlundkonnektive mit paarigen Wurzeln (Abb. 35b), wie sie bei zahlreichen Polychaeten anzutreffen sind.

Verwachsen die Gehirnanlagen aber nicht unmittelbar, sondern nur über eine Zellbrücke mit den "konnektivalen Strängen", dann entspringen - je nach der Verwachsungsstelle - die stomatogastrischen Nerven irgendwo von den Schlundkonnektiven (Abb. 35c) oder aber gar aus dem ersten Bauchmarksganglion unmittelbar (Abb. 35d).

Der variable Ursprung der stomatogastrischen Nerven und die unterschiedliche Ausbildung der Schlundkonnektive ließen sich somit für die meisten Polychaeten allein durch deren Entstehungsweise erklären. So stellt etwa Abb. 35a die diesbezüglichen Verhältnisse des Euniciden-Nervensystems dar, wie sie im frühesten Stadium zu erwarten wären. Bei der Weiterentwicklung
gibt

es schließlich noch Verbiegungen und Verlagerungen, die das stomatogastrische System mit Proboscis, Pharynx und Ösophagus in Kontakt bringen, so daß im voll ausgebildeten Nervensystem die stomatogastrischen Nerven dementsprechend vom Vorderhirn entspringen und zwischen den Schlundkonnektiven hindurch caudalwärts ziehen, wie es in Abb. 35e dargestellt ist (vgl. v. HÄFFNER, 1962). (Abb. 35b, gleichfalls entsprechend Abb. 35e modifiziert, könnte dem Vorderende des Nervensystems von *Hermione hystrix* entsprechen, usw.)

Die Voraussetzungen für eine Verwachsung im obigen Sinne sind von seiten des Gehirns uneingeschränkt vorhanden; denn die Verwachsung isoliert entstehender Gehirnanlagen mit dem Bauchmark wird von zahlreichen Autoren für die Polychaeten zuverlässig berichtet, was allerdings gewöhnlich nur im Sinne von Abb. 35d gemeint ist, ohne Berücksichtigung der stomatogastrischen Nerven.

Weit weniger gesichert ist die Existenz der erwähnten "konnektivalen Stränge", mit denen - gemäß der hier vertretenen Ansicht - die Gehirnverwachsung erfolgen soll. Diese dürften wohl vor ihrer sekundären Verlagerung gewöhnlich nur aus Neuroblasten bestehen und dementsprechend schwierig nachweisbar sein. Nur bei planktotrophen Trochophora-Formen, die sehr frühzeitig ein funktionsfähiges Nervensystem benötigen, kann man diese Stränge fertig ausgebildet, d.h. mit Pilem versehen vorzufinden hoffen.

Leider ist aber das Trochophora-Nervensystem nur in wenigen Fällen untersucht, so daß die Wahrscheinlichkeit, die genannten Strukturen in einer dieser Arbeiten beschrieben zu finden, gering ist. Dennoch gibt es immerhin wenigstens in einer dieser Untersuchungen Hinweise auf derartige Stränge, und zwar in den Untersuchungen von WOLTERECK (1902) an der *Polygordius-Trochophora*.

Nach den Angaben dieses Autors ziehen von der Scheitelplatte der *Polygordius-Trochophora* zwei dicke Nervenfasern ventrolateral zum Prototroch und von dort - ohne deutliche Verbindung zum trochalen Nervensystem - auf der Hyposphäre abwärts bis zur "Bildungsstelle des Wurmkörpers" (der prospektiven Subösophageal-Region). Hier sollen sich die beiden Nerven zur Unterschlundkommissur vereinigen, und von hier aus soll auch - caudalwärts fortschreitend - das Bauchmark entstehen.

WOLTERECK beschreibt außerdem sechs weitere blind endende

Radiärnerven, ein subepitheliales Nervenetz in der Episphäre und die Prototroch-Ringnerven, doch interessieren diese hier nicht mehr. Wichtig sind lediglich die beiden zuerst genannten dicken Fasern, die im obigen Sinne als "konnektivale Stränge" betrachtet werden können und die möglicherweise bei anderen Trochophora-Formen gleichfalls zu erwarten sind.

An neueren Arbeiten zu diesem Problemkreis läßt sich nur KORN(1960) anführen. Dieser Autor untersucht das Trochophora-Nervensystem von Pectinaria und Nephthys, das nach seiner Ansicht aber jeweils nur aus den trochalen Ringnerven besteht.

Diese Ansicht kann aber wohl kaum allgemeingültig sein und ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß KORN zufällig an Arten gearbeitet hat, die ein wenig gut entwickeltes Nervensystem haben. Das trifft zumindest für die zu den Sedentariern zählende Pectinaria zu, da in dieser Gruppe das Nervensystem einmal überhaupt schon sehr einfach organisiert ist und zudem - wie die vorderen Abschnitte des adulten wurmes insgesamt - oft in direkter Entwicklung gebildet wird, mit dementsprechend spät eintretender Funktionsfähigkeit. Die konnektivalen Stränge im obigen Sinne sind aber in deutlicher Ausbildung nur bei Formen mit indirekter Entwicklung (Larvenstadium benötigt frühzeitig ein funktions-fähiges Nervensystem) zu erwarten und bei Pectinaria sicherlich überhaupt nicht vorhanden. Die Auswahl des Untersuchungsobjektes muß hier also bereits für das zu erwartende Ergebnis ausschlaggebend sein.

Zudem erscheinen WOLTERECKs Ergebnisse auch in methodischer Hinsicht zuverlässiger, da nicht nur Schnittpräparate untersucht wurden, sondern auch die Hälften der median zerteilten Trochophora, von innen und außen. Dabei könnte WOLTERECK noch Filemstränge im Zusammenhang wahrgenommen haben, die auf KORNs Dünnschnitten als leicht zu übersehende, uninterpretierbare Flecken erscheinen mußten. WOLTERECKs Ergebnisse wirken daher überzeugender, obwohl natürlich auch sie nochmals überprüft werden müßten.

Für die auf p.60 dargelegte Entstehungsmöglichkeit des stomatogastrischen Nervensystems der Polychaeten scheinen somit die Voraussetzungen auch von seiten der konnektivalen Stränge durchaus gegeben zu sein.

Betrachten wir schließlich noch die möglichen Beziehungen zwischen dem Scheitelorgan der Trochophora und dem Ösophageal-

(bzw. Frontal-)Ganglion, so ist zunächst hervorzuheben, daß diese median liegenden unpaaren Strukturen in beiden Fällen den vordersten Pol des gesamten Nervensystems einnehmen und damit völlig gleichwertige Lage- bzw. Ursprungsverhältnisse haben.

Über Einzelheiten vom Bau des Scheitelorgans ist - ebenso wie vom übrigen Nervensystem der Trochophora - nur wenig Sicheres bekannt und eine zuverlässige Homologisierung mit entsprechenden Strukturen der Arthropoden daher schwierig. Typisch ausgebildet findet man das Scheitelorgan nur bei einem Teil der planktotrophen Polychaetenlarven, bei denen es als unpaare Ektodermverdickung der Episphäre, als sogenannte Scheitelplatte auftritt und einen Wimperschopf trägt. Bei diesen als ursprünglich aufzufassenden Trochophoraformen ist es Larvalorganell und nervöses Zentrum zugleich.

Der Wimperschopf fehlt häufig, doch ist die Scheitelplatte oft anscheinend trotzdem noch vorhanden. Jedenfalls ist das Scheitelorgan aber immer eine von den Gehirnanlagen unabhängige Struktur, genauso zwischen diesen gelegen wie die Medianantenne in Abb. 32, oben. (KORN, 1959, behauptet geradezu, die mittlere Antenne entstehe aus der Scheitelplatte.)

Entsprechend den Vorgängen bei Cantharis, wo das zur Bildung des Frontalganglions bestimmte Gewebe (ein Teil des aus dem Medianspaltbereich caudalwärts verdrängten Ektodermmaterials) erst durch besondere Verlagerung an den vorgesehenen Ort der Entwicklung gelangt (vgl. Abb. 8), wäre bei den Polychaeten ähnliches zu erwarten. Angaben über das spätere Schicksal der Scheitelplatte sind jedoch selten und - wenn vorhanden - wenig ausführlich und oft auch widersprüchlich. So behauptet EISIG (1898), die Scheitelplatte sei die unpaare früheste Anlage des Gehirns. HÄCKER (1895) betrachtet die "unpaare mediane linsenförmige Knospe" dagegen lediglich als Teil der Gehirnanlage, der sich später zwischen die paarigen eigentlichen Gehirnanlagen schiebt, und KORN (1959) läßt aus der Scheitelplatte die Medianantenne hervorgehen (vgl. Abb. 32, oben).

Am ehesten entsprechen auch hier die Angaben WOLTERECKS (1902) den diesbezüglichen Vorgängen bei Cantharis, Angaben, denen zufolge die Scheitelplatte bei Polygordius in den späteren Entwicklungsstadien zwischen den Tentakeln zusammengedrängt und in die Tiefe versenkt werden soll, wo sie für einige Zeit noch als

zellproppf erkennbar bleibt, von ihrem endgültigen verbleib berichtet auch WOLTERECK nichts, doch scheint dessen Darstellung ebenfalls den beginn einer Verlagerung der Scheitelplatte im Sinne der bei Cantharis zu beobachtenden Vorgänge anzudeuten.

Anfangs- und Endstadium einer solchen verlagerung, wie sie möglicherweise bei allen Polychaeten zu erwarten ist, sind in Abb. 35a und 35e dargestellt, wobei 35a ein Trochophora-Stadium symbolisieren soll, in dem sich das Scheitelorgan noch an der Oberfläche der Epispäre befindet, 35e dagegen ein späteres Stadium, in dem das Scheitelorgan bzw. nunmehrige stomatogastrische Ganglion seine definitive Position auf dem Pharynx erreicht hat. Bei den Eunicidae beispielsweise müßten derartige Verhältnisse in mustergültiger Weise anzutreffen sein, da in dieser Familie anscheinend stets ein Ösophagealganglion ausgebildet ist (vgl. v. LAFFNER, 1963).

Insoweit scheinen also auch bezüglich des Scheitelorgans die Voraussetzungen für die auf p. 60 angeführte Entstehungsmöglichkeit des stomatogastrischen Systems der Polychaeten erfüllt zu sein, doch können nur weitere Untersuchungen hier endgültigen aufschluß bringen. Insgesamt kann man aber wohl behaupten, daß die Homologie des stomatogastrischen Nervensystems der Insekten mit dem der Polychaeten durchaus nicht unwahrscheinlich ist.

Im Rückblick auf die hier angeführten zahlreichen Übereinstimmungen zwischen Polychaeten und Insekten bzw. Tracheaten ergibt sich eine erfreulich folgerichtige und übersichtliche Beziehung zwischen diesen Gruppen. Die Tracheaten sind nun unmittelbar von den Polychaeten abzuleiten, welche ihrerseits die Cephalisierung bereits in zahlreichen Variationen "ausprobiert" haben, und von denen ausgehend der Bauplan des Insektenkopfes in folgerichtiger Entwicklung über die Myriapoden erreicht wird, indem nach und nach die drei Gnaathalsegmente dem Akron angefügt werden.

2. Vergleich des durch Cantharis repräsentierten Tracheatenkopfes mit dem Kopf der übrigen Arthropoden

Einleitend ist hier zunächst die Frage aufzuwerfen, ob die beabsichtigten Vergleiche überhaupt statthaft sind, was in die-

sem Zusammenhang aber soviel heißt, wie die Frage nach der mono- bzw. polyphyletischen Entstehung der Arthropoden stellen. Diese Frage ist vorerst jedoch nur spekulativ zu beantworten, so daß im folgenden von der ungünstigeren der beiden Denkmöglichkeiten auszugehen und die Polyphyly als der wahrscheinlichere Zustand anzunehmen ist.

Vergleiche im Sinne der Kapitelüberschrift sind demnach unzulässig; die verschiedenen Arthropoden-Gruppen müssen vielmehr zunächst einzeln mit den Polychaeten verglichen werden, bevor sie untereinander vergleichbar sind.

a) Vergleich des Crustaceenkopfes mit dem Kopf der Polychaeten

Eine abschließende Deutung des Crustaceenkopfes ist leider noch nicht möglich, da die Detailkenntnisse von Kopf- und Gehirnentwicklung dieser Gruppe für einen solchen Zweck noch nicht ausreichen. Auch wären zuvor noch eingehendere Untersuchungen am Polychaetenkopf erforderlich (vgl. p. 55) und zwar bei Arten mit möglichst zahlreichen klassifizierbaren Kopfanhängen. Grundsätzlich läßt sich aber sagen, gemäß der wahrscheinlicheren Polyphyly müssen hier - unabhängig von den Kopfbildungs-Verhältnissen der übrigen Arthropoden - die beiden folgenden Denkmöglichkeiten gleichberechtigt diskutiert werden:

- 1.) Das Crustaceenprocephalon ist segmentiert, wie es alle Autoren bisher stets angenommen haben oder
- 2.) unsegmentiert wie der Tracheaten-Vorderkopf entsprechend der an Cantharis entwickelten Auffassung.

Zu 1:

Möglicherweise ist das Procephalon der Crustaceen - im Gegensatz zu dem der übrigen Arthropoden - wirklich echt segmentiert. Vielleicht ist im Zuge der polyphyletischen Entwicklung der Arthropoden bei den Crustaceen tatsächlich eine der schon bei den Polychaeten erkennbaren Cephalisierungstendenzen realisiert worden.

Am ehesten kämen dafür Vorgänge in Frage, wie sie GUSTAFSON (1930) für die Amphinomiden beschrieben hat: Bei diesen Polychaeten wird nämlich der Mund caudalwärts verschoben, wobei die von

diesem durchwanderten Segmente median halbiert und die paarigen Bauchmarkstränge dieser Region auseinandergedrängt werden, so daß sie getrennt aus dem Gehirn entspringen, den Schlund in weitem Bogen jederseits umrunden und erst caudalwärts des Schlundes wieder parallel nebeneinanderherlaufen.

Während die vom Mund durchwanderten Segmente so in eine präorale Lage geraten, verharren die zu ihnen gehörenden Ganglien nur ausnahmsweise in ihrem ursprünglichen Segment. Zumeist werden sie vielmehr caudalwärts mitgezogen und in einigen Fällen - mit Ausnahme des ersten Ganglion - sogar zu einem Unterschlundganglion konzentriert. Statt einer Cephalisierung segmentaler postoraler Ganglien erfolgt bei den Amphinomiden tatsächlich also das Gegenteil. Bei den Angehörigen dieser Familie ist in Wirklichkeit nie ein Ganglion ins Gehirn emporgerückt.

Die Möglichkeit für einen derartigen Vorgang in der Crustaceenreihe ist jedoch nicht auszuschließen. Unter möglicherweise dafür besonders geeigneten Bedingungen innerhalb dieser Gruppe könnte wirklich eine Cephalisierung von Ganglien erfolgt sein.

In diesem Falle müßte man konkret annehmen, die Crustaceen-Lobi optici entsprächen den paarigen, aber unsegmentierten Gehirnanlagen der Polychaeten und die drei caudalwärts folgenden Ganglienpaare (Abb. 37, Ggl₁₋₃) den Ganglien der drei vordersten, hier cephalisierten Segmente, deren erstes bei den Crustaceen extremitätenlos ist, während zu den beiden übrigen die Antennen gehören (Abb. 37; vgl. auch WEYGOLDT, 1961, Abb. 22; u.a.).

Da die Crustaceen-Antennen somit keinen präsegmentalen Polychaeten-Kopfanhängen entsprechen, wären sie nach dieser Deutung mit den Tracheatenantennen (gemäß der in der vorliegenden Arbeit vertretenen Auffassung vom Tracheatenkopf) nicht homologisierbar.

Zu 2 (vgl. p. 65):

Ebensogut könnte der Crustaceenkopf im prämandibularen Bereich aber auch völlig unsegmentiert sein. Die Gliederung dieser Region müßte dann als Pseudomerie (vgl. Fußnote p. 36) gedeutet werden, wie sie in der Trochophora-Episphäre bei Polychaetenarten mit zahlreichen präsegmentalen Kopfanhängen gienfalls anzutreffen ist.

Bei Harmothoe äußert sich diese beispielsweise in der Anordnung der Palpen- und der Lateralantennen-Knospen(vgl. Abb. 32), welche im Verhältnis zueinander genauso angeordnet sind wie etwa die Extremitätenknospen im ersten und zweiten Thoraxsegment eines Insektenkeimstreifs, ein Umstand, der durchaus als Hinweis auf eine Segmentierung der Episphäre gewertet werden könnte.

Die Trochophora-Episphäre ist nun aber trotz allem völlig sicher unsegmentiert. Am Vorderende des Crustaceen-Keimstreifs jedoch, wo infolge Abstammung der Crustaceen von polychaetenartigen Vorfahren eine ähnliche Pseudomerie zu erwarten und - wie die embryologischen Untersuchungen zeigen - auch tatsächlich vorhanden ist, wird diese aber durchweg als Eumetamerie gedeutet.

Zwar fällt die Gliederung an dem zunächst noch flach ausgebreiteten Crustaceen-Keimstreif stärker ins Auge als auf der gewölbten Kalotte der Trochophora-Episphäre, doch ist sie prinzipiell in beiden Fällen völlig gleichwertig. Mithin spricht eine ebensogroße Wahrscheinlichkeit dafür, daß der prämandibulare Bereich des Crustaceenkopfes in Wirklichkeit gleichfalls nur pseudomer gegliedert ist.

Die hier vorhandenen Kopfanhänge und deren Ganglien wären demnach als präsegmentale Bildungen aufzufassen und den entsprechenden Strukturen im Polychaetenkopf gleichzusetzen. Zwar sind bisher noch nie Ganglien beschrieben worden, die den präsegmentalen Kopfanhängen der Polychaeten zugeordnet werden könnten, doch sind Neuroblasten in der Umgebung der Polychaeten-Antennen notwendigerweise ebenfalls zu erwarten, wenn sie dort auch infolge Kleinheit der Objekte nicht besonders hervorzutreten scheinen.

Danach wäre es also gerechtfertigt, die präsegmentalen Kopfanhänge der Polychaeten den Ganglien⁺ im prämandibularen Bereich des Crustaceenkopfes zuzuordnen, wobei zunächst jedoch die Frage zu klären ist, welche Form des Polychaetenkopfes hier überhaupt als Typus zugrunde gelegt werden kann.

Es zeigt sich aber, daß die unübersehbare Vielgestaltigkeit des Polychaetenkopfes diese Frage noch nicht allgemeingültig zu beantworten gestattet, doch ist man geneigt, hier den Polychaetenkopf mit den zahlreichsten systematisierbaren Kopfanhängen

⁺Hier als Terminus nur in seiner neutralen Wortbedeutung verwendet.

im präsegmentalen Bereich als Vergleichsbasis zu wählen. Das könnte eine Polychaetenart mit fünf Antennen und zwei Palpen, mithin also sieben präsegmentalen Kopfanhängen sein (z.B. eine Form, die hinsichtlich der präsegmentalen Kopfanhänge *Hyalinoecia tubicola* gleicht, wenn man bereit wäre, wenigstens einem der beiden Palpenpaare dieser Art den Charakter echter, wenn auch reduzierter Kopfanhänge zuzubilligen). Die Pseudomerie würde also in diesem Falle durch die drei paarigen Kopfanhangknospen und deren Ganglien drei Segmente im Polychaetenkopf vortäuschen.

Vergleicht man diese Verhältnisse mit denen des Crustaceenkeimstreifs, der sechs, d.h. drei Paar prämandibulare Ganglien aufweist (vgl. Abb. 37), dann findet man - bis auf die Medianantenne des Polychaetenkopfes - eine völlige Übereinstimmung: Das zweite Paar der Krebsantennen würde den Polychaetenpalpen entsprechen (mithin auch den Tracheatenantennen, vgl. p. 52, 1), das erste Antennenpaar dem vor den Palpen liegenden Antennenpaar der Polychaeten und die beiden Ganglien zwischen den ersten Antennen der Crustaceen und den *Lobi optici* (Abb. 37, vgl. 1) den vordersten paarigen Polychaetenantennen.

Ob dagegen die Oberlippe der Crustaceen ebenfalls von der Medianantenne der Polychaeten hergeleitet werden kann wie das Labrum von *Cantharis* (vgl. p. 55, zu 2), läßt sich noch nicht zuverlässig beurteilen.

Aus den beiden angeführten möglichen Beziehungen zwischen Crustaceen- und Polychaetenkopf ergeben sich folgende Homologieverhältnisse mit den Tracheaten:

- a) Entsprechend Möglichkeit 1 (vgl. p. 65) sind alle Crustaceenantennen segmentale Extremitäten und demnach mit den Tracheatenantennen (gemäß der hier vertretenen Deutung des Tracheatenkopfes, vgl. p. 46) unvergleichbar.
- b) Entsprechend Möglichkeit 2 sind die zweiten Crustaceenantennen den Polychaetenpalpen homolog und damit auch den Tracheatenantennen.

Beide Auffassungen kollidieren aber mit der aus direkten Vergleichen von Tracheaten- und Crustaceenkopf (ohne Berücksichtigung der Polychaeten) gewonnenen Ansicht, wie sie von der heutigen Lehrmeinung vertreten wird, derzufolge das Segment der zweiten Crustaceenantennen dem Intercalarsegment der Tracheaten

und die ersten Crustaceenantennen den Antennen der Tracheaten entsprechen sollen.

Welche dieser Deutungen ist nun aber ernsthaft vertretbar?

Wie eingangs dieses Kapitels bereits dargelegt, läßt sich darüber noch keine endgültige Aussage machen, doch muß man auf jeden Fall neben der bisher allein beachteten Deutungsmöglichkeit 1 zukünftig auch Möglichkeit 2 ernsthaft diskutieren.

Sicherlich ist es unmöglich, ohne eigene unmittelbare Anschauung die orthodoxe Deutung des Crustaceenkopfes widerlegen zu wollen, was hier auch gar nicht erst versucht werden soll, doch wäre immerhin zu bedenken, daß der Crustaceenkopf durchaus nicht unbedingt zweier cephalisierter somatischer Segmente bedürfte, um deren Extremitäten als Kopfanhänge (Antennen) "verwenden zu können", da sich diese prinzipiell auch ohne Schwierigkeiten von den (präsegmentalen) Palpen bzw. Antennen der Polychaeten herleiten ließen.

Der Spaltfuß-Charakter der zweiten Crustaceenantennen und deren darin dokumentierte Übereinstimmung mit den übrigen Körperextremitäten ist wohl schwerlich hinwegzudisputieren, doch darf man grundsätzlich der Wandlungsfähigkeit der präsegmentalen Polychaetenkopfanhänge wohl noch weit mehr als das zutrauen. Zudem muß auch keineswegs völlig ausgeschlossen bleiben, daß die beiden Paare der Crustaceenantennen verschiedenen Ursprungs sind und das zweite Paar - im Gegensatz zum ersten - wirklich einem cephalisierten Segment angehört.

Was aber zwingt uns eigentlich, um jeden Preis die Segmentierung des Crustaceen-Vorderkopfes zu postulieren:

Die vorhandene Mesodermgliederung ?-Vgl. dazu p. 47 !

Die äußere Gliederung des Keimstreifs in frühen Embryonalstadien? - Auch die unsegmentierte Trochophora-Episphäre wird durch die hervortretenden Antennen- bzw. Palpenknospen metamerisiert (vgl. p. 66, zu 2).

Schließlich die Antennenganglien am Crustaceen-Keimstreif? - Auch die Polychaetenantennen müssen notgedrungen mit neuralen Strukturen ausgestattet und über solche mit dem Gehirn verbunden werden, Strukturen, die den Ganglien der Crustaceenantennen gleichzusetzen wären und durchaus auch an der Gehirnbildung beteiligt sein könnten.

Insgesamt wird man wohl sagen können, daß der Akronbereich

im Crustaceenkopf sicherlich ebenfalls größer anzusetzen ist als bisher vermutet wurde.

b) Vergleich des Cheliceratenkopfes mit dem Kopf der Polychaeten

Wie auch immer die endgültige Deutung des Crustaceenkopfes ausfallen mag, der prächelicerale Bereich des Cheliceratenkopfes ist völlig zweifelsfrei unsegmentiert. Zwar ist grundsätzlich auch hier eine Pseudosegmentierung (vgl. Fußnote p. 36) zu erwarten, weil die Cheliceraten möglicher- aber nicht notwendigerweise gleichfalls von palpen- bzw. antennentragenden Polychaeten abstammen, doch ist es müßig nach einer langdauernden unabhängigen Phylogenese die Rudimente derartiger (eventuell niemals vorhandenen) gewesener und wenn, dann lange außer Gebrauch gekommener) Kopfanhänge jetzt noch nachweisen zu wollen.

Wie v. HAFNER (1962) für die Eunicidae gezeigt hat, verändert sich nämlich der Gehirnaufbau durch Reduktion bzw. progressive Ausbildung der Sinnesorgane und Kopfanhänge schon innerhalb einer einzigen Polychaeten-Familie derart, daß die Gehirne verschiedener Gattungen kaum noch miteinander vergleichbar sind. Es zeigt sich dabei, daß nur die Gehirnregionen funktionstüchtiger Organe voll erhalten bleiben und sich Reduktion bzw. Fortentwicklung dieser Organe auf das Gehirn entsprechend auswirken.

Dasselbe ist natürlich auch bei den Arthropoden zu erwarten, und man könnte durchaus im Sinne der Monophylie argumentieren, von den maximal sieben klassifizierbaren präsegmentalen Kopfanhängen der Polychaeten-Basisform seien bei den Tracheaten nur die drei weiterhin benutzten erhalten geblieben (die beiden Polychaetenpalpen als Tracheatenantennen und die Medianantenne der Polychaeten als Labrum, vgl. p. 52, ff.). Bei den Crustaceen wäre dies bezüglich zwar keine volle Übereinstimmung zu finden, da das vorderste Antennenpaar der Polychaeten nur noch in Form von Ganglienrudimenten (vgl. Abb. 37, Ggl., sowie p. 68, oben) nachweisbar ist, doch der Cheliceratenkopf wäre erwartungsgemäß im prächelicerale Bereich völlig ungegliedert: Hier sind keine Kopfanhänge ausgebildet also auch keine Ganglien, was sowohl aus gehirnanatomischen Untersuchungen hervorgeht (HANSTRÖM, 1928, u. a.) als auch aus den embryologischen Arbeiten von LAESTNER (1948-1951, MORITZ (1957) u. a. Allerdings ist infolge Polyphyly tatsächlich wohl jede Gruppe der Arthropoden getrennt von einer besonderen Polychaetenform herzuleiten (vgl. p. 65, oben, und dementsprechend der

Cheliceratenkopf vorerst als primär anhanglos bzw. ungegliedert aufzufassen.

Wenn manche Embryologen dennoch schwache Anzeichen einer Kopf- bzw. Gehirnsegmentierung bei den Cheliceraten wahrgenommen haben wollen, ist das sicherlich nur dem Wunsche zuzuschreiben, eine solche auch hier endlich aufzufinden. Das gilt insbesondere für die Arbeit von PROSS (1966), der bei *Pardosa* im prächeliceralen Bereich außer dem Akron noch Hinweise auf ein "proso-" und ein "deutocephales" Segment gefunden haben will. Er stützt diesen Befund mit der von ihm selbst nachgewiesenen Merkmalskombination von je einem Cölomhöhlen- bzw. Ganglienpaar für jedes der beiden prächeliceralen Segmente.

Dagegen ist aber folgendes einzuwenden:

- 1.) Die Cölomhöhlen, die dieser Autor als Indizien für eine Kopfsegmentierung vorweist überzeugen in keiner Weise, sondern demonstrieren viel eher die Unbrauchbarkeit des Mesoderms zum Nachweis einer Segmentierung auch für den Vorderkopf der Cheliceraten (vgl. dazu p. 47).
- 2.) Der Autor sagt selber (p. 103): "Es ist ohne weiteres einzuräumen, daß diese Indizien als Einzelmerkmale nicht immer zu überzeugen vermögen. Das gilt in besonderem Maße für die Strukturen des Nervensystems." M.a.W., PROSS gibt die Fragwürdigkeit der von ihm nachgewiesenen Ganglien bereits selber zu.
- 3.) Auch die Deutung des Zentralkörpers im Gehirn der Arthropoden als Rudiment metamerer Ganglien - um nur das noch zu erwähnen - muß als äußerst fragwürdig bezeichnet werden.

Ogleich sich also der prächelicerale Kopfbereich der Cheliceraten eindeutig als unsegmentiert erweist (vgl. auch KÄSTNER, 1951, p. 45), ist paradoxerweise gerade bei den Cheliceraten im Oberschlundganglion wirklich ein cephalisiertes somatisches Ganglion enthalten, das des Chelicerensegmentes nämlich. Allerdings handelt es sich dabei nicht auch zugleich um die Cephalisierung eines Segmentes, sondern lediglich um einen Sekundäreffekt der starken Konzentration des gesamten Nervensystems ("Zentralnervensystem, Gehirn und Bauchmark bilden zusammen nur eine einzige vom Ösophagus durchbohrte Nervenmasse", HANSTRÖM, 1928). Bei diesem Konzentrations-Vorgang gelangt das Chelicerenganglion, beinahe "unbeabsichtigt", in eine präorale Position, während dessen Kommissur (die im Gegensatz zu *Cantharis* übrigens

deutlich zweiteilig ist, HOLMGREN, 1920) hinter dem Schlund zurückbleibt.

Die scheinbare Entsprechung der Unterschlund-Kommissur der Cheliceraten mit jener der übrigen Arthropoden hat dazu geführt, das Chelicerenganglion mit dem Tritocerebrum der übrigen Arthropoden gleichzusetzen - fälschlicherweise, wie ich meine. Zwar spricht der Ursprung des stomatogastrischen Nervensystems (der Stomodaeal- bzw. stomatogastrischen Brücke) vom Chelicerenganglion scheinbar für eine derartige Auffassung, weil das Tritocerebrum bei sämtlichen Arthropoden überhaupt nur als Ursprungsstelle der stomatogastrischen Nerven bzw. Frontalkonnektive definiert ist. Dabei wird jedoch stillschweigend und unbewiesenermaßen vorausgesetzt, daß diese Ursprungsstellen wirklich bei allen Arthropoden konstante Positionen kennzeichnen, wofür im Falle erwiesener Monophylie der Arthropoden durchaus eine gewisse Wahrscheinlichkeit bestünde. Infolge der wahrscheinlicheren Polyphylie und im Hinblick auf den variablen Ursprung der stomatogastrischen Nerven der Polychaeten (vgl. p. 58, unten) erscheint eine solche Annahme jedoch höchst fragwürdig. Gemäß den Ausführungen von p. 60 ist der Ursprung der stomatogastrischen Nerven nur absolut gesehen konstant (nämlich immer vom vordersten Bauchmarksganglion), der tatsächliche Ursprung - entsprechend der variierenden Verwachungsstelle des Gehirns mit den "konnektivalen Strängen" - aber verschieden. Solange daher die Monophylie unbewiesen bleibt, ist der von den übrigen Arthropoden abweichende Ursprung des stomatogastrischen Nervensystems der Cheliceraten vom ersten Bauchmarksganglion durch die Annahme zu erklären, die Cheliceraten stammten - im Gegensatz zu den anderen Arthropoden - von Polychaeten, deren stomatogastrische Nerven ebenfalls schon vom ersten Bauchmarksganglion entsprungen sind (vgl. Abb. 35d).

Das Chelicerensegment ist also keineswegs mit dem Tritocerebral-(Intercalar-)Segment der übrigen Arthropoden identisch, sondern dem Mandibelsegment der Tracheaten gleichzusetzen. Für diese Ansicht spricht insbesondere auch die gleichartige ontogenetische Entstehungsweise des Mandibel- bzw. Chelicerensegmentes, deren vordere Segmentgrenze stets nämlich mit einer gewissen Verzögerung gegenüber den weiter abdominalwärts liegenden Segmenten ausgebildet wird (vgl. für die Cheliceraten: KOR-

SCHULT und HEIDER, 1936; KAESTNER, 1948-51, u.a.; für die Insekten: vorliegende Arbeit, p. 13, unten, sowie Abb. 8-10; ferner zahlreiche andere Arbeiten. Insoweit haben sich - gemäß obigem - auch für die Cheliceraten neue Entsprechungen ergeben.

3. Vergleichende Betrachtungen - Rückblick

Gemäß vorstehenden Darlegungen ist der Artikulatenkopf also weit weniger segmentiert als bisher angenommen wurde, der prämandibulare bzw. prächelicerale Bereich desselben sogar völlig unsegmentiert. Ähnliche Vorstellungen haben näherungsweise auch schon Autoren wie HANSTRÖM, SNODGRASS, BUTT und Du PORTE geäußert, jedoch stets nur als theoretische Erwägung. Hier wurde nun versucht, derartige Gedankengänge mit embryologischen Fakten zu konfrontieren. Mag dieses Bemühen in den Augen mancher Betrachter auch als gewagt erscheinen, so zeigt sich andererseits wie sehr die bisherige Kopfdeutungsweise als unbefriedigend empfunden wird in der Tatsache, daß Autoren wie PARSONS (1964) die in der vorliegenden Arbeit vertretene Auffassung als Arbeitshypothese bei morphologischen Untersuchungen bereits praktisch anwenden, ohne deren offizielle Bestätigung überhaupt erst abzuwarten.

Es ist auch nicht einzusehen, warum das Procephalon der Arthropoden um jeden Preis segmentiert sein sollte: Zwar gibt es unbestreitbare Cephalisierungs-Tendenzen schon bei Polychaeten. Doch ist bei diesen nie ein segmentales Ganglion nachweisbar wirklich mit dem Gehirn verschmolzen, und nichts zwingt uns zu der Annahme, daß es bei den Arthropoden anders ist. Es erscheint gewiß plausibel, die Höherentwicklung des Artikulaten-Gehirns auf eine fortschreitende Cephalisierung somatischer Ganglien zurückzuführen. Eine gleichartige Entwicklung ließe sich durch vermehrte Neuroblasten-Produktion im Kopfbereich der Arthropoden aber eben-

sogut erklären. Kann die Gehirngliederung der höheren Arthropoden segmentalen Charakter haben, wenn die überraschend gleichartige Gliederung hochentwickelter Polychaetengehirne (z.B. das von *Hermione hystrix*, BERNERT, 1926) ganz sicher nicht segmentalen Ursprungs ist? Die Einbeziehung der drei Gnathalsegmente in die Kopfkapsel der Insekten rechtfertigt sicherlich die Vermutung, auch der prämandibuläre Bereich könne nach ähnlichen Prinzipien aufgebaut sein, doch ergibt sich daraus keine Notwendigkeit. Die unbestreitbar vorhandene Gliederung im prämandibulären Keimstreifenbereich braucht keineswegs unbedingt auf eine Segmentierung zu verweisen, sondern könnte als Pseudomerie aufgefaßt werden (vgl. p. 66, zu 2).

Letztthin sprechen also nur Verdachtsmomente für eine Kopfsegmentierung im weiteren Sinne, womit sich diese Auffassung als bloße Hypothese ausweist. WEBER (1952) u. a. haben diese Hypothese zwar zu einem umfassenden theoretischen System ausgeweitet, doch ist deren Gültigkeit damit noch keineswegs bewiesen. Im Gegenteil, die Deutung des Kopfaufbaues hat sich damit in einer Weise kompliziert, die diesem Problem gar nicht mehr angemessen ist, und es läßt sich ohne besonderes Risiko behaupten, daß derartige Vorstellungen – ohne unzulässige Ausweitung des Segmentbegriffes – niemals zufriedenstellend embryologisch verifiziert werden können. Trotzdem bemüht man sich verzweifelt weiter darum, inzwischen bereits unter Ausnutzung auch der allerletzten anatomischen Details, wobei der unbefangene Betrachter mehr und mehr den Eindruck gewinnt, hier würde ein unverantwortlich hoher Aufwand an Zeit und Energie an ein Scheinproblem verschwendet.

Wie wenig aber trotz aller Spitzfindigkeiten erreichbar ist, mag die Arbeit von PROSS (1966) demonstrieren: Dieser Autor hat in stupender Detailarbeit zahllose Einzelstrukturen am Keimstreifen von *Pardosa* registriert und verfolgt und muß schließlich bei deren Auswertung gestehen: "Aus der Anordnung der verschiedenen Anlagematerialien, die zum Archicerebrum gerechnet werden, kann man keinen Rückschluß auf eine solche Zugehörigkeit ziehen. Diese Zuordnung kann nur im Vergleich mit den Mandibulaten gezogen werden, und es ist sicherlich einzuräumen, daß damit eine gewisse Unsicherheit der Interpretation der betreffenden Ganglien eingeführt wird." (PROSS, 1966, p. 98). u. a. W., dieser Autor kann trotz subtilster Untersuchungen keine wirklich sich

selbst tragenden Ergebnisse mehr erlangen, sondern nur zu einer sinnvollen Aussage kommen kann, indem er die Verhältnisse bei den Mandibulaten - unzulässigerweise - auf die Cheliceraten überträgt.

Abschließend bleibt noch festzustellen, daß die Kenntnis der tatsächlichen Anzahl der Kopfsegmente nicht einmal von besonderem praktischen Wert sein würde wie bereits SNODGRASS (1960) bemerkt. Denn für die Kenntnis der Gehirnanatomie wäre der nachträgliche Beweis darin enthaltener segmentaler Ganglien ohne Bedeutung, da keine metameren Gehirnstrukturen bekannt sind, denen sich diese Ganglien sinnvoll zuordnen ließen. Auch die verwandtschaftlichen Beziehungen könnten dabei nur unter günstigsten Umständen zuverlässig geklärt werden. Es erscheint daher geboten, von der Polyphyly der Arthropoden auszugehen und deren Kopfbereich auf ähnliche Weise zu deuten, wie es in der vorliegenden Arbeit versucht wird und wie es Tabelle 1 nochmals übersichtlich zusammenfaßt.

Tabelle 1: Deutung des Artikulatenkopfes nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit.

	Polychaeten (hypothetische Basisform) ⁺	Tracheaten	Crustaceen (vgl. p. 65, 1, 2)	Cheliceraten
Akron	Median-Antenne	Labrum	Labrum?	Labrum?
	1. Antennenpaar		1. Ganglienpaar? (Abb. 37, Ggl ₁)	
	2. Antennenpaar		1. Antennenpaar?	
	paarige Palpen	Antennen	2. Antennenpaar?	
	1. Körpersegment ++	Mandibel-segment	Mandibel-segment?	Cheliceren-segment

Tabelle 2: Deutung des Artikulatenkopfes nach der zur Zeit gültigen Lehrmeinung.

	Polychaeten	Tracheaten	Crustaceen	Cheliceraten
Akron		Präantennenregion	Präantennenregion	Prächelicerallregion
1. Segment		Antennen-segment	Segment der 1. Antennen	Cheliceren-segment
2. Segment		Intercalar-segment	Segment der 2. Antennen	Pedipalpen-segment
3. Segment		Mandibel-segment	Mandibelsegment	1. Laufbein-segment

+ Gemäß der wahrscheinlicheren Polyphyllie ist für jede Gruppe der Arthropoden eine andere Basisform anzunehmen, die jeweils der Anzahl der von den Polychaeten übernommenen präsegmentalen Kopfanhänge entspricht.

++ Das vorderste echte Körpersegment der Polychaeten ist nach ANDERSON (1959) folgendermaßen zu definieren: Embryologisch, als das erste von der teloblastischen Sprossungszone gebildete Segment, das stets auch durch die Erzeugung des vordersten Bauchmark, angliens gekennzeichnet ist. Beim Adultus kann es einmal als gesonderte Collarregion ausgebildet sein (Eupomatus, Protula) oder aber mit der Mundregion zu einem erweiterten Peristomium verschmelzen. In diesem Falle kann das zu diesem Segment gehörende Ganglion in dem so gebildeten Peristomium bleiben (Capitella capitata, Nereidae) oder aber in das zweite Körpersegment wandern, um sich mit dem dortigen Ganglion zu einem Unterschlund-Ganglion zu vereinigen (Scoloplos armiger). Ein Unterschlund-Ganglion kann aber auch in dem um das erste Segment erweiterten Peristomium liegen (Owenia, Polygordius).

Zusammenfassung der Hauptergebnisse

Abschnitt C vorliegender Arbeit beschreibt die Entwicklungsvorgänge am Keimstreifvorderende des Embryo von *Cantharis*. Dabei ergeben sich folgende neue Erkenntnisse:

- 1.) Die Kopflappen entstehen durch die Tätigkeit zweier antagonistischer Prägevorgänge (vgl. p. 11, unten, ff).
- 2.) Zwischen den Kopflappen bildet sich ein Medianspalt (Abb. 8, Msp), indem das Gewebe dieses Bereiches caudalwärts verdrängt und am Hinterrande des entstehenden Spaltes zu einer Verdickung, der primären Anlage des Stomodäum, konzentriert wird.
- 3.) Mit dieser primär rein ektodermalen Anlage verschmilzt anschließend ein komplex mesentodermalen Gewebes zur Bildung der eigentlichen Stomodäalanlage (Abb. 24a, b).
- 4.) Die Stomodäalanlage unterteilt sich sodann in drei Wachstumsregionen (Abb. 24a-d, W_{1-3}), von denen W_3 das vom Stomodäum ausfließende Entoderm, W_2 das Material für den Nervus recurrens sowie das Frontalganglion und W_1 die dorsale bzw. vordere Wand des Stomodäum erzeugt.
- 5.) Das Stomodäum entsteht durch die Tätigkeit von Wachstumsregion W_1 , welche mit der in Abb. 10 sichtbaren, hinter Stom liegenden, medianen, schwarz gehaltenen Fläche (= Anlage der Ventralseite des Stomodäum) seitlich zu einer Röhre verwächst (vgl. auch BRUCKMOSER, 1965).
- 6.) Die flächenhaften Kopflappen (Abb. 9) werden durch vier Gestaltungsbewegungen zu einer Kopfkapsel (Abb. 15, 23) umgeformt (vgl. Kap. 4).
- 7.) Das Gehirn entsteht aus paarigen, voneinander und vom Bauchmark isolierten Anlagen, die nach funktionsbedingten Gesichtspunkten gegliedert, aber unsegmentiert sind (vgl. Abb. 9). Die unter 6 genannten Bewegungsvorgänge konzentrieren die Gehirnanlagen und bringen sie in eine Stellung, in der sie miteinander und mit dem Bauchmark verwachsen können.
- 8.) Das Tritocerebrum entsteht nicht aus einer eigenständigen Anlage, wie es bei den Bauchmarksganglien der Fall ist, sondern als Verwachungsstelle von Gehirn und Bauchmark, und die zu diesem gehörende sog. Tritocerebral- (Unterschlund-) Kommissur erweist sich als vorderste Kommissur des Mandibulganglion (vgl. Kap. 9), so daß die Existenz eines Tritocerebral- bzw. Intercalarsegmentes bestritten werden muß.

- 9.) Ein Antennensegment existiert gleichfalls nicht, Begründung:
Die Entstehung der Antennenkomplexe und deren Anordnung im Keimstreif widersprechen einer solchen Annahme (vgl. p. 14).
Ferner ist das Antennencölom - entgegen der bisherigen Auffassung - nicht als segmentwertige Cölomhöhle anerkennbar (vgl. p. 47).
- 10.) Als vorderstes echtes Körpersegment muß bei *Cantharis* mit- hin das Mandibelsegment gelten.
- 11.) Die Augennerven entstehen als seitliche Einstülpungen der Kopflappen, die Antennennerven aus dem Material der Antennenganglien.
- 12.) Die Frontalkonnektive haben - entgegen bisherigen Vermutungen - äußerlich erkennbare Anlagen in Gestalt der Intercalar- ketten (Abb. 10a, jeweils von K_1 apicalwärts ziehender Strang). Diese sind als Fortsetzung des segmentierten Bauchmarks in die präsegmentale (also unsegmentierte) Kopfreion anzusehen und verbinden das Bauchmark mit dem Frontalganglion.
- 13.) Als Gesamtergebnis dieser Untersuchungen ergibt sich, daß der prämandibulare Kopfbereich bei Insekten bzw. Tracheaten als unsegmentiert zu betrachten ist.

In Abschnitt D werden aus obigen Befunden an *Cantharis* neue Homologieverhältnisse für die Artikulaten abzuleiten versucht. Insbesondere ergeben sich für Tracheaten und Polychaeten neue, unerwartete Übereinstimmungen. Gemäß der hier vertretenen Auffassung kann nämlich der ganze prämandibulare Bereich des Tracheatenkopfes als Akron aufgefaßt werden, womit dieses eine noch nie vermutete Ausdehnung erreicht. Damit sind auch weit detailliertere Entsprechungen zwischen beiden Gruppen möglich als man bisher angenommen hat. So entsprechen nach Ansicht des Verfassers:

- a) die Tracheatenantennen den Polychaetenpalpen,
- b) die Labralanlagen der Tracheaten der unpaaren Medianantenne der Polychaeten,
- c) die Gehirne beider Gruppen einander (die Gehirne sind ihrer Entstehung nach zwar homologe Bildungen, in ihrer definitiven Gestalt aber - entsprechend der unterschiedlichen Ausstattung mit Kopfanhängen und Sinnesorganen (vgl. p. 70) - miteinander weithin unvergleichbar), (zu a, b, c vgl. p. 52, 1-3)
- d) das Frontalganglion der Tracheaten dem Scheitelorgan der

Polychaeten-Trochophora(vgl.p.44)und damit möglicherweise auch die stomatogastrischen Nervensysteme beider Gruppen einander(vgl.p.58, zu 4).

Für die Crustaceen läßt sich die Annahme eines möglicherweise gleichfalls unsegmentierten prämandibularen Kopfbereiches noch nicht befriedigend rechtfertigen, doch wäre dieser theoretisch auch unter einer solchen Voraussetzung durchaus sinnvoll deutbar(vgl.p.66, zu 2).

Der prächelicerale Bereich des Cheliceratenkopfes erweist sich dagegen einwandfrei als unsegmentiert(vgl.Kap.D2b und Tab.1, p.76).

Insgesamt ergibt sich, daß - entgegen der bisherigen Auffassung - wahrscheinlich nicht nur der prämandibulare Bereich des Tracheatenkopfes, sondern auch derjenige der Crustaceen und der prächelicerale Bereich des Cheliceratenkopfes unsegmentiert ist. Die in diesem Bereich erkennbare Gliederung muß als Pseudomerie aufgefaßt werden, deren Ursprung teils auf die präsegmentalen Anhänge des Polychaetenkopfes zurückzuführen ist(vgl. p.66, zu 2), teils auf die rein funktionsbedingte Gliederung des Kopfes überhaupt.

Nachtrag

Die Abhandlungen von WEBER, BUTT, SNODGRASS, MANTON, Du PORTE, SIEWING, JOUIN u.a. haben das Problem der Arthropoden-Kopfsegmentierung wieder stark aktualisiert, was sich bereits in einer steigenden Zahl von Untersuchungen zu diesem Thema bemerkbar zu machen beginnt. So sind auch nach Fertigstellung dieser Arbeit schon wieder einige neue Beiträge zu diesem Fragenkomplex erschienen, von denen die Befunde MALZACHERs (1968) hier noch einer besonderen Erwähnung bedürfen.

Neben einer überzeugenden Darstellung der Corpora pedunculata-Entstehung sowie der Zellbildungsvorgänge bei der Neuroblastenbildung ist an dieser Arbeit vor allem bemerkenswert, daß es MALZACHER gelungen ist, Zahl und Anordnung der primären Neuroblasten im Kopfbereich zu ermitteln. Damit ist hier ein Grad an Exaktheit der Untersuchung erreicht, der dem Problem der Gehirnsegmentierung erstmals wirklich angemessen ist und der es jenem Autor ermöglichen müßte, ein kompetentes Urteil über die Gehirnsegmentierung auszusprechen.

Statt diese Möglichkeit aber intensiv zu nutzen, begnügt sich MALZACHER damit, seine Ergebnisse unkritisch in die derzeit gängige Ansicht von der Kopfsegmentierung einzuordnen, obwohl er hinsichtlich der Intercalarregion über Befunde verfügt, die denen von Cantharis entsprechen (man vergleiche MALZACHERs Abb. 14, Zentren der Gehirnbildung 3A und 3B, mit Abb. 10 in vorliegender Arbeit, mediane Region vor K_1), Ergebnisse, die eigentlich auch ihn zu Argwohn hätten veranlassen müssen.

Hingegen nähert er sich den in dieser Arbeit vertretenen Vorstellungen, wenn er das Zentrum 3A mit den Frontalkonnektiven in Zusammenhang bringt, während andererseits in der Entwicklung der den Augen zugeordneten Neuralstrukturen keine Übereinstimmung zu erwarten ist, da bei Hemi- und Holometabolen in dieser Hinsicht bekanntlich grundsätzliche Differenzen bestehen.

Leider ist MALZACHERs Arbeit jedoch insofern unvollständig, als einmal Vergleichsmöglichkeiten zwischen den im Kopfbereich entstehenden Ganglienanlagen und denen gewöhnlicher Körpersegmente wünschenswert wären und zum andern die Entste-

hung der Schlundkonnektive unbeachtet geblieben ist, letzteres zumal ein schwerwiegendes Versäumnis, das ein umfassendes Verständnis der Gehirnbildungsvorgänge unmöglich macht. So interessant und aufschlußreich die histologischen Befunde der genannten Arbeit auch sind, für die Beurteilung der Kopfsegmentierung sind sie leider - gemäß obigen Einschränkungen - ohne Belang und berühren daher die hier vorgelegten Cantharis-Ergebnisse in keiner Weise.

Literatur

- AKKESSON, B. (1961): On the histological differentiation of the larvae of *Pisone remota* (Polychaeta). *Acta Zool.* (Stockh.) 42, 177-225.
- (1962): The embryology of *Tomopteris helgolandica* (Polychaeta). *Acta Zool.* (Stockh.) 43, 135-199.
 - (1965): The comparative morphology and embryology of the head in scale worms (Aphroditidae, Polychaeta). *Arkiv f. Zool. A.S.* 16, 125-163.
- ANDERSON, D. T. (1959): The embryology of the Polychaete *Scoloplos armiger*. *Quart. Journ. Micr. Sci.* 100, 89-166.
- BERNERT, J. (1926): Untersuchungen über das Zentralnervensystem der *Hermione hystrix*. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 6, 743-810.
- BIERBRODT, E. (1943): Der Larvenkopf von *Panorpa communis* und seine Verwandlung unter besonderer Berücksichtigung des Gehirns und der Augen. *Zool. Jb. Anat.* 68, 49-136.
- BOCK, E. (1939): Bildung und Differenzierung der Keimblätter bei *Chrysopa perla*. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 35, 615-700.
- BREUNING, S. (1957): Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Segmentierung der Keimanlage am lebenden Ei von *Calliphora erythrocephala*. *Zool. Jb. Anat.* 75, 551-580.
- BRUCKMOSER, P. (1965): Embryologische Untersuchungen über den Kopfbau der Collembolen *Orchesella villosa*. *Zool. Jb. Anat.* 82, 299-364.
- BUTT, F. H. (1949): Embryology of the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Hemiptera). *Mem. Cornell. agric. Exp. Sta.* 283, 1-43.
- (1957): The role of the premandibular or intercalary segment in head segmentation of insects and other arthropods. *Trans. Amer. ent. Soc.* 83, 1-30.
 - (1960): Head development in arthropods. *Biol. Rev.* 35, 43-91.
- DOHLE, W. (1964): Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* im Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. *Zool. Jb. Anat.* 81, 241-310.
- Du PORTE, E. M. (1957): The comparative morphology of the insect head. *Ann. Rev. Ent.* 2, 55-70.
- (1963): The postantennal region of the insect embryo. *Canad. J. Zool.* 41, 909-912.
- EISIG, H. (1898): Zur Entwicklungsgeschichte der Kapitelliden. *Mitt. Zool. Stat. Neapel* 13.
- EWEST, A. (1937): Struktur und erste Differenzierung im Ei des Mehlkäfers *Tenebrio molitor*. *Roux' Archiv* 135, 689-752.
- FAHLANDER, K. (1938): Beiträge zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoden. *Zool. Bidr. Uppsala* 17, 1-148.
- FERRIS, G. F. (1953): On the comparative morphology of the annulata. *A summing up. Microentomology* 18, 2-15.
- GOODRICH, E. S. (1898): On the relation of the arthropod head to the annelid prostomium. *Quart. J. Micr. Sci.* 40, 247-268.
- GOUIN, F. J. (1962): Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Myriapoden und Insekten. *Fortschr. Zool.* 14, 86-114.
- (1966): Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Myriapoden und Insekten. III. Das Nervensystem und die neurocrinen Systeme. *Fortschr. Zool.* 17, 189-237.
 - (1968): Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Insekten und Myriapoden. IV. Die Strukturen des Kopfes. *Fortschr. Zool.* 19, 194-282.
- GRÄBER, H. (1933): Über die Gehirne der Amphipoden und Isopoden. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 26, 334-371.

- GUSTAFSON, G. (1930): Anatomische Studien über die Polychaeten-Familien Amphinomidae und Euphrosynidae. Zool. Bidr. Uppsala 12, 305-471.
- HÄCKER, V. (1894): Die spätere Entwicklung der Polynoe-Larve (Polychaeta). Zool. Jb. Anat. 8, 245-288.
- HAFFNER, K. v. (1959a): Über den Bau und den Zusammenhang der wichtigsten Organe des Kopfes von *Hyalinoecia tubicola* (Polychaeta), mit Berücksichtigung der Gattung *Eunice*. Zool. Jb. Anat. 77, 133-192.
- (1959b): Untersuchungen und Gedanken über das Gehirn und Kopfende von Polychaeten und ein Vergleich mit den Arthropoden. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 57, 1-29.
 - (1962): Über die Abhängigkeit des Gehirnbau von den Sinnesorganen. Vergleichende Untersuchungen an Euniciden (Polychaeta). Zool. Jb. Anat. 80, 159-212.
- HAGET, A. (1955): Expériences mettant en évidence l'origine paire du labre chez l'embryon du coléoptère *Leptinotarsa*. C. R. Soc. Biol. Paris 149, 690-692.
- (1957): Recherches expérimentales sur l'origine embryonnaire du crâne d'un coléoptère, le Doryphore (*Leptinotarsa*). Bull. Soc. Zool. France 82, 269-295.
- HANSTRÖM, E. (1928): Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin.
- HEIDER, K. (1889): Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus*. Jena.
- HENRY, L. M. (1947): The nervous system and the segmentation of the head in the Annulata: Oligochaeta and Polychaeta. Microentomology 12, 65-110.
- (1948): Wie Vor.: Crustacea, Onychophora, Chilopoda and Insecta. Microentomology 13, 1-48.
 - (1949): The nervous system and the segmentation of the head in a scorpion. Microentomology 14, 120-125.
 - (1950): The cephalic nervous system of *Limulus polyphemus*. Microentomology 15, 129-139.
 - (1953): The nervous system of the Pycnogonida. Microentomology 18, 16-36.
- HEYMONS, R. (1895): Die Entwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena.
- (1897): Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina*. Z. wiss. Zool. 62.
 - (1901): Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica 13, 1-244.
- HIRSCHLER, J. (1909): Die Embryonalentwicklung von *Donacia crassipes*. Z. wiss. Zool. 92.
- HOIMGREN, N. (1909): Termitenstudien. Kungl. Sv. Vet. Acad. Handlingar 44.
- (1916): Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. Kungl. Sv. Vet. Akad. Handlingar 56, 1-303.
 - (1920): Zur Ontogenie der Stomodäalbrücke bei den Spinnentieren. Arkiv f. Zool. 13, 1-9.
- IBRAHIM, M. M. (1958): Grundzüge der Organbildung im Embryo von Tachyines (Insecta, Saltatoria). Zool. Jb. Anat. 76, 541-594.
- IDRIS, B. E. M. (1960): Die Entwicklung im normalen Ei von *Culex pipiens* (Diptera). I. Morph. Ökol. Tiere 49, 387-429.
- INKMANN, F. (1922): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kornkäfers (*Calandra granaria*). Zool. Jb. Anat. 56, 521-558.

- IWANOFF, I. P. (1928): Die Entwicklung der Laralsegmente bei den Anneliden. Z. Morph. Ökol. Tiere 10, 61-160.
- (1933): Die embryonale Entwicklung von *Limulus moluccanus*. Zool. Jb. Anat. 56, 163-348.
- JANSEN, W. (1963): Untersuchungen zur Morphologie, Biologie und Ökologie von *Cantharis* und *Rhagonycha*. Z. wiss. Zool. 169, 115-202.
- JUNG, E. (1966): Untersuchungen am Ei des Speisebohnenkäfers *Bruchidius obtectus*. Teil 1. Z. Morph. Ökol. Tiere 56, 444-480.
- KAESTNER, A. (1948): Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelyphonus caudatus*. Teil I. Zool. Jb. Anat. 69, 493-506.
- (1950): Dass., Teil II. Zool. Jb. Anat. 70, 169-197.
 - (1951): Dass., Teil III. Zool. Jb. Anat. 71, 1-55.
 - (1956, ff): Lehrbuch der speziellen Zoologie. Teil 1, Wirbellose. Jena.
- KORN, H. (1958): Vergleichend embryologische Untersuchungen an *Harmothoe* (Polychaeta). Z. wiss. Zool. 161, 364-443.
- (1960): Das larvale Nervensystem von *Pectinaria* und *Nephtys* (Polychaeta). Zool. Jb. Anat. 78, 427-456.
- KORSCHÉLT, E. (1924): Bearbeitung einheimischer Tiere: Der Gelbrand, *Dytiscus marginalis*. II. Band, Leipzig.
- u. HEIDER, K. (1936): Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Jena.
- KRAUSE, G. (1938): Die Ausbildung der Körpergrundgestalt im Ei der Gewächshauschrecke *Tachycines asymmorus*. Z. Morph. Ökol. Tiere 34, 499-564.
- MANTON, S. M. (1934): On the embryology of the crustacean *Nebalia bipes*. Phil. Trans. Roy. Soc. B 223, 163-238.
- (1949): The early embryonic stages of Peripatopsis and some general considerations concerning the morphology and phylogeny of Arthropoda. Phil. Trans. Roy. Soc. B 233, 483-580.
 - (1960): Concerning head development in the Arthropods. Biol. Rev. 35, 265-282.
- MATSUDA, R. (1965): Morphology and evolution of the insect head. Amer. Entom. Inst., Ann Arbor 4, 1-328.
- MEYER, E. (1901): Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel 14, 247-585.
- MORITZ, M. (1957): Zur Embryonalentwicklung der Phalangiden (Opiliones, Palpatores) unter besonderer Berücksichtigung der äußeren Morphologie. Zool. Jb. Anat. 76, 331-370.
- PARSONS, M. C. (1964): The origin and development of the hemipteran cranium. Canad. J. Zool. 42.
- PATTEN, W. (1888): Studies on the eyes of Arthropods, II.: Eyes of *Acilius*. J. Morph. 2, 97-190.
- PFLUGFELDER, O. (1948): Entwicklung von *Paraperipatus amboinensis*. Zool. Jb. Anat. 69, 443-493.
- (1958): Entwicklungsphysiologie der Insekten. Leipzig.
 - (1962): Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere. Jena.
- PROSS, A. (1966): Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Araneae (*Pardosa hortensis*) unter besonderer Berücksichtigung des vorderen Prosoma-Abschnittes. Z. Morph. Ökol. Tiere 58, 38-108.
- REMPÉL, J. G. (1957): The embryology of the black widow spider *Latrodectus mactans*. Canad. J. Zool. 35, 35-74.
- ROMEIS, B. (1948): Mikroskopische Technik. München.
- ROONWAL, M. L. (1937): Studies on the embryology of the African migratory locust, *Locusta migratoria*. Phil. Trans. Roy. Soc. B 227, 175-244.
- SALENSKY, W. (1907): Morphogenetische Studien an Würmern. Mém. Acad. Sc. Petersbourg 19.

- SCHOLL, G. (1963): Embryologische Untersuchungen an Tanaidaceen. Zool. Jb. Anat. 80, 500-554.
- (1964): Die Kopfentwicklung von *Carausius morosus*. Zool. Anz. Suppl. 28, 580-596.
- SEIFERT, G. (1960): Die Entwicklung von *Polyxenus lagurus* (Diplopoda). Zool. Jb. Anat. 78, 257-312.
- SIEWING, R. (1963): Zum Problem der Arthropoden-Kopfsegmentierung. Zool. Anz. 17, 429-467.
- SMRECZYNSKI, S. (1932): Embryologische Studien über die Entwicklung des Kopfes von *Silpha obscura*. Zool. Jb. Anat. 55, 233-314.
- SNODGRASS, R. E. (1960): Facts and theories concerning the insect head. Smiths. misc. Coll. 142, 1-61.
- SOLLAUD, E. (1923): Recherches sur l'embryogénie des Crustacés Décapodes de la sous-famille de Palaemoninae. Bull. Biol. France Belgique, Paris, Suppl. 5, 1-234.
- TIEGS, O. W. and MURRAY, F. V. (1938): The embryonic development of *Calandra oryzae*. Quart. J. Micr. Sci. 80, 159-284.
- TIEGS, O. W. (1940): The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. Quart. J. Micr. Sci. 82, 1-225.
- (1947): The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus*. Quart. J. Micr. Sci. 88, 165-267.
- WEBER, H. (1954): Grundriß der Insektenkunde. Stuttgart.
- (1952): Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Artikulaten. Fortschr. Zool. 9, 18-231.
- WEYGOLDT, F. (1958): Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex pulex*. Zool. Jb. Anat. 77, 51-110.
- (1960): Embryologische Untersuchungen an Ostrakoden. Zool. Jb. Anat. 78, 369-426.
 - (1961): Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Decapoden: Embryologische Untersuchungen an *Palaemonetes varians*. Zool. Jb. Anat. 79, 223-270.
 - (1964): Vergleichend embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen (Chelonethi). Z. Morph. Ökol. Tiere 54, 1-106.
 - (1965): Vergleichend embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen. III. Die Entwicklung von *Neobisium muscorum*. Z. Morph. Ökol. Tiere 55, 321-382.
- WHEELER, W. M. (1889): The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. J. Morph. 3, 291-386.
- WILLIAMS, F. X. (1916): Photogenetic organs and embryology of Lampyrids. J. Morph. 28, 145-207.
- WILSON, D. P. (1936): The development of the sabellid *Franchiomma vesiculosum*. Quart. J. Micr. Sci. N. S. 78.
- WOLTERECK, E. (1902): Trochophora-Studien I.: Histologie der Larve und Entstehung des Annelids bei den Polygordiusarten der Nordsee. Zoologica 13.

Literatur-Anhang

- MALZACHER, P. (1968): Die Embryogenese des Gehirns paurometaboler Insekten, Untersuchungen an *Carausius morosus* und *Periplaneta americana*. Z. Morph. Ökol. Tiere 62, 103-161.
- ROHRSCHEIDER, I. (1968): Beiträge zur Entwicklung des Vorderkopfes und der Mundregion von *Periplaneta americana*. Zool. Jb. Anat. 85, 537-578.
- SCHOLL, G. (1969): Die Embryonalentwicklung des Kopfes und Prothorax von *Carausius morosus*. Z. Morph. Ökol. Tiere 65, 1-138.
- WADA, S. (1966): Topographie der Anlagenkomplexe der Cephalregion von Tachycines (Saltatoria) beim Keimstreif. Naturwissenschaften 53, 414.

Erläuterung der Abbildungen

- Abb.1: *Cantharis fusca*, frühes Stadium der Keimanlage, etwa 3 Tage alt. Blick auf eine Eilängsseite. Die Keimanlage besitzt hier ihre größte Ausdehnung, ist aber - außer am Vorderrand - noch nirgends exakt abgrenzbar. Die Primitivrinne durchzieht erstmals die Keimanlage in ganzer Länge. F_1 und F_2 sind zwei in ihrer Position äußerst stark variierende Furchen, die oft gänzlich fehlen, und deren Bedeutung daher unklar ist. (Gezeichnet bei Vergr. 1:150, ebenso Abb. 1-23 und 27-28b.)
- Abb.2: *Cantharis fusca*, etwas älteres Stadium mit bereits stark konzentrierter Keimanlage, schräge Polansicht des animalen Pols. Die Keimanlage ist nun auch seitwärts abgegrenzt. An ihrem Vorderrand erscheinen die paarigen Anlagen der vorderen Amnionfalte (v. Amn) und etwas weiter caudalwärts die Apicalplatten (Ap). Die Primitivrinne hat sich im caudalen Bereich schon wieder geschlossen.
- Abb.3 a u. b: *Cantharis fusca*, a) schräge Polansicht des animalen Pols. Die paarigen Anlagen der vorderen Amnionfalte sind zu einer einheitlichen Front verwachsen, welche die Keimanlage caudad zu überziehen beginnt. Gleichzeitig setzt am Vorderrand der Keimanlage jene Bewegungswelle ein, die caudalwärts fortschreitend aus der Keimanlage die Kopflappen herauszuprägen beginnt (vgl. Abb. 4, 6, 7, 19, 20, Kl). Zuallererst werden dabei die lateralen Teile der Apicalplatten erfaßt und in die Tiefe gedrängt, so daß sie bis zum Stadium der Abb. 8 unsichtbar bleiben.
b) Photographische Aufnahme desselben Stadiums, Vergr. 1:100.
- Abb.4: *Cantharis fusca*, schräge Polansicht. Die vordere Amnionfalte (hier durchsichtig gedacht) hat sich weiter vergrößert, und die Kopflappenrudimente (Kl) treten bereits deutlich hervor (vgl. auch Abb. 19, Seitenansicht zu diesem Stadium).
- Abb.5: *Cantharis fusca*, korrekte Polansicht des animalen Pols im Stadium der Abb. 4. Die vordere Amnionfalte umwächst die Keimanlage seitwärts und läuft mit ihren Lateralarmen in deren Hinterrand H aus (vgl. Abb. 19). Die beiden seitlichen Ansatzstellen der hinteren Amnionfalte (Abb. 19, Gr) sind hingegen eine Strecke weit vom Hinterrand entfernt mit der Keimanlage verwachsen, wo sie die Grenze zwischen den primären und den sekundären (teloblastisch erzeugten) Keimbereichen markieren. - Am Vorderrand treten als einzige äußerlich sichtbare Teile der Apicalplatten deren mediane Abschnitte als knotenförmige Strukturen (Ibra) hervor (vgl. auch Abb. 3b).
- Abb.6: *Cantharis fusca*, korrekte Polansicht des Stadiums der Abb. 7 (bzw. 20). Hier erkennt man, wie die vordere und die hintere Amnionfalte sich zu einer einheitlichen Ringfalte zusammenschließen und zwar, indem der Hinterrand H der primären Keimanlage, der kragenartig über den Rand der hinteren Amnionfalte ragt und in den die seitlichen Arme der vorderen Amnionfalte auslaufen (vgl. Abb. 19), bis zum Rand

des hinteren Amnion vorrückt und mit diesem verschmilzt.- Der durch 3r gekennzeichnete, transversal orientierte Bereich markiert den Vorderrand der teloblastischen Wachstumszone und damit den Vorderrand des sekundären Keimstreifbereichs, aus dem später - wie Abb. 7-10 demonstrieren - das Mandibelsegment entsteht.- Im sekundären Keimstreifbereich tritt die Segmentierung jetzt auch äußerlich deutlich hervor, obgleich diese Region bereits von Anfang an in segmentale Portionen gegliedert ist.

Abb. 7: *Cantharis fusca*, schräge Polansicht, vorderes Amnion durchsichtig gedacht, (vgl. auch Abb. 6 u. 20 desselben Stadiums). Die im Stadium der Abb. 3 einsetzende 1. Kopflappen-Bildungsphase findet hier ihren Abschluß. Die Kopflappen treten zwar schon deutlich hervor, sind aber caudalwärts noch nicht endgültig vom übrigen Keimstreif gesondert und zudem in sich und gegenüber der Eioberfläche noch mannigfach verbogen (vgl. Abb. 20). - Im medio-apicalen Keimstreifbereich wird der Medianspalt erkennbar, der jedoch die Keimanlage noch nicht völlig durchteilt, sondern nur als verdünnte, transparente Zone in Erscheinung tritt. - Am Caudalrand dieses Spaltes erkennt man erstmals die Stomodäalanlage (Stoma).

Abb. 8 a u. b: *Cantharis fusca*, schräge Polansicht, a) Kopflappen, senkrechte Aufsicht, Amnion durchsichtig gedacht. Die zweite Kopflappen-Bildungsphase hat eingesetzt. Sie bringt die in sich verbogenen und mit ihren lateralen Abschnitten in den Dotter eingesenkten Kopflappenbereiche wieder peripherwärts, so daß diese sich der Eihülle wieder glatt anlegen. Dabei werden die lateralen Kopflappenteile noch weiter apicalwärts gedrängt und von den caudalen Keimbereichen durch die Postantennenfurche endgültig abgetrennt, womit die Kopflappen ihre typische Gestalt erlangt haben. Auch die Intercalarregion tritt jetzt deutlich hervor, bildet allerdings mit dem Mandibelsegment noch immer eine einheitliche Anlage, wohingegen die Antennenkomplexe sich bereits deutlich zu sondern beginnen. Der Medianspalt hat seine deutlichste Ausprägung erlangt und zerteilt die Keimanlage median nun völlig. Zugleich mit dessen Ausbildung ist auch das vordere Amnion der veränderten Kontur des keimstreif-Vorderrandes bereits vollkommen angepaßt. - Bis auf die Amnioporusregion ist der Keimstreif jetzt völlig vom Amnion bedeckt. - Die seit Stadium der Abb. 2 größtenteils unsichtbaren Apicalplatten sind wieder deutlich erkennbar. Beginn der Dotterfurchung. b) Photographische Aufnahme desselben Stadiums, Amnion abpräpariert. Vergr. 1:100.

Abb. 9 a u. b: *Cantharis fusca*, Kopflappen, senkrechte Aufsicht. a) Amnion abpräpariert und Gehirnanlage einseitig durch Punktierung gekennzeichnet. - Die zweite Kopflappen-Bildungsphase ist abgeschlossen, und die Kopflappen liegen fertig ausgebildet und auch bereits mit sämtlichen Anlagen versehen vor den Augen des Betrachters. Alle Anlagen im Kopfbereich sind jetzt in übersichtlichster Weise nebeneinander angeordnet wie später nie mehr; Intercalar- und Mandibularbereich verharren jedoch immer noch weit-

gehend undifferenziert.-Der Medianspalt verschwimmt bereits wieder.Dotterfurchung beendet.(Vgl.auch Abb.26a desselben Stadiums sowie Beschreibung auf p.15,unten)
b)Photographische Aufnahme des Stadiums der Abb.9a, Vergr.1:100.

Abb.10 a u.b:Cantharis fusca,Kopflappen,senkrechte Aufsicht.
a)Amnion entfernt und Gehirnanlage einseitig punktiert. Mandibelsegment und Intercalarbereich sind erst jetzt voll ausdifferenziert.Die Labralanlagen beginnen sich emporzuwölben und caudalwärts zu wandern.(Vgl.auch Abb. 21a,Seitenansicht,sowie Abb.26b desselben Stadiums.)
b)Photographische Aufnahme des Stadiums der Abb.10a,vergr. 1:100.

Abb.11 a u.b:Cantharis fusca,Kopflappen in senkrechter Aufsicht.
a)Gehirnanlage einseitig punktiert.Der Keimstreif hat seine größte Länge erreicht und umschlingt jetzt nahezu den ganzen Eiumfang in longitudinaler Richtung.Bis zum Stadium der Abb.14 verkürzt er sich aber wieder auf die Länge von Eipol zu Eipol.Die(davon unabhängige)longitudinale Verkürzung der Kopflappen infolge dorso-caudaler Einrollung des Keimstreif-Vorderendes hat eingesetzt,und die Invagination der Augennervenanlagen beginnt.(Vgl.auch Abb. 21b,Seitenansicht,sowie Abb.24a,26c,27a,28a desselben Stadiums.)
b)Wie Abb.11a,photographische Aufnahme.Vergr.1:100.

Abb.12:Cantharis fusca,Vorderkopf in senkrechter Aufsicht,Gehirnanlage punktiert.Die Kopflappen haben sich durch fortschreitende dorso-caudad gerichtete Einrollung weiter verkürzt.-Während die Augennervenanlage der einen Kopfseite erst teilweise eingestülpt ist(vgl.Seitenansicht Abb.21d),ist die der anderen äußerlich bereits nicht mehr sichtbar.-Man beachte auch die Zweiteiligkeit der Mandibelanlagen und die Entstehung der Coxomeritanlage Cm(vgl.mit Abb.18a,Cm;siehe ferner Abb.24b und 27b desselben Stadiums).

Abb.13:Cantharis fusca,Kopfanlage in senkrechter Aufsicht.Die Caudalwärts-Wanderung der Labralanlagen(Lbra)ist beendet und der prämandibulare Keimstreifbereich(Region von W.-K,in Abb.10=Intercalarregion)von den Labralanlagen völlig überdeckt.Die Gehirnanlagen rücken - wie auch schon im Stadium zuvor - weiter medio-apicad und gelangen dabei vor die Labralanlagen bzw.vor das Stomodäum. Die Augennervenanlagen sind inzwischen völlig eingesenkt, nur der Invaginationsspalt(Sp)erinnert noch an diesen Vorgang(vgl.Abb.21e,Seitenansicht zu diesem Stadium).Im Gnathocephalon-Bereich schwinden die Segmentgrenzen,da diese Region - ebenso wie die ganze Kopfanlage - stark konzentriert wird.(Vgl.auch Abb.24c,26d,28b,29,30a desselben Stadiums.)

Abb.14:Cantharis fusca,Kopfanlage.Die beiden Gehirnanlagen stoßen median beinahe involler Breite zusammen.Infolge medio-apicad bzw.mediad gerichteter Bewegung der Gehirnanlagen und Unbeweglichkeit der Antennenknospen hat sich aus der in Abb.9-13 zwischen beiden liegenden Neurobla-

stenanhäufung Antn der Antennennerve gebildet (vgl. Abb. 14, 21f, 27c, Antn). - Die Labralanlagen, bis zum Stadium der Abb. 13 nur passiv bewegt, werden jetzt ihrerseits wachstumsaktiv und verschmelzen miteinander. Auch die seit ihrer Entstehung im Stadium der Abb. 9 ruhenden Antennenknospen (Ant) beginnen auszuwachsen. Der Gnathocephalonbereich wird weiterhin stark konzentriert (vgl. Seitenansicht Abb. 21f).

Abb. 15: *Cantharis fusca*, schlüpfreifer Embryo, Kopf in senkrechter Aufsicht. Beim Rückenschluß des Embryo (Abb. 22) entsteht aus Teilen der Gnathocephalon-Pleurite das Occiput (Occ), so daß die Kopfkapsel nun völlig geschlossen ist. Gleichzeitig wandern Ober- und Unterschlundganglion aus der Kopfkapsel in das Prothoracalsegment, wodurch die nun "leere" Kopfkapsel stark kollabiert und alle Kopfnähte noch einmal sehr deutlich hervortreten. Der Verlauf dieser Nähte macht die Zusammensetzung des Larvenkopfes noch einmal sehr deutlich: Auf das erst beim Rückenschluß entstandene Occiput (Occ) folgt jederseits ein transversal orientierter Ektodermstreifen, der die Augenanlagen (Au) enthält, und der jenem im Stadium der Abb. 14 die Gehirnanlagen bedeckenden Ektodermbereich bzw. dem ganzen lateralen und präantennalen Kopflappen-Ektoderm in Abb. 8-13 entspricht. Der übrige bis zu den Mundwerkzeugen reichende Abschnitt ist im wesentlichen eine Neubildung seit Stadium der Abb. 14, entstanden durch die Wachstumstätigkeit der Antennenknospen und der Labralanlagen. Letztere sind beispielsweise aus ihrer Position in Abb. 14 (= Abb. 15, Lbra) bis Lbr (Abb. 15) ausgewachsen. Die Labralanlagen haben ferner auch seitwärts schon mit den Basen der gleichfalls auswachsenden Antennenknospen Kontakt aufgenommen, um in den folgenden Stadien (Abb. 16-18a) eine einheitliche Vorder- (Labral-) Front auszubilden. (Vgl. Abb. 23, Seitenansicht, sowie Abb. 25 desselben Stadiums.)

Abb. 16: *Cantharis fusca*, 1. Vorlarve, Kopf dorsal in senkrechter Aufsicht, Behaarung nicht gezeichnet. Der ausschüpfende *Cantharis*-Embryo häutet sich gleichzeitig, und das hervortretende erste freilebende Stadium bildet - abweichend von den entsprechenden Verhältnissen aller anderen Insekten - ein in vieler Hinsicht noch unfertiges Prälarvalstadium, die erste Vorlarve (vgl. JANSEN, 1963). Diese und das zweite Vorlarvenstadium unterscheiden sich von der Primärlarve der übrigen Insekten folgendermaßen: Cuticula unsklerotisiert, Körperanhänge ohne deutliche Gliederung und noch weitgehend unbenutzbar, Augenpigmentierung fehlt, Mitteldarm ohne Kommunikation mit Vorder- und Hinterdarm und Ausbildung des Tracheensystems größtenteils in die Phase nach dem Schlüpfakt verschoben. Insgesamt sind die Vorlarvenstadien ihrem Entwicklungszustand gemäß eher als Teil der Embryonal- als der Larvalphase aufzufassen, da sie noch nicht aktiv lebensfähig sind. Die Kopfkapsel der ersten Vorlarve ist gegenüber jener des letzten Embryonalstadiums longitudinal gedehnt (vgl. Abb. 23) und dorsoventral abgeplattet. Durch ansteigenden Turgor nach dem Schlüpfakt sind wieder alle Kopfnähte verschwunden - diesmal endgültig.

Abb.17: *Cantharis fusca*, 2. Vorlarve, Kopf dorsal in senkrechter Aufsicht, Behaarung weggelassen. Durch eine weitere Häutung geht aus der ersten Vorlarve die zweite hervor. Diese unterscheidet sich von ersterer hauptsächlich durch die Dimensionen der Kopfkapsel, welche einmal breiter als lang (1. Vorlarve) und zum andern länger als breit ist (2. Vorlarve) (vgl. JANSEN, 1963, Abb. 2a-b). Im übrigen gleichen sich beide Stadien weitgehend.

Abb.18 a u. b: *Cantharis fusca*, 1. Hauptlarvenstadium. a) Kopf dorsal, in senkrechter Aufsicht. Durch abermalige Häutung entsteht aus der 2. Vorlarve die erste Hauptlarve, die der Primärlarve der übrigen Insekten entspricht und bei der erstmals alle Organe voll funktionsfähig sind. Die hier erreichte Kopfform, Ziel der gesamten Embryonalentwicklung des Kopfes, bleibt bis zur Verpuppung nahezu unverändert erhalten. - Die einzige äußerlich wahrnehmbare dorsale Kopfnahse ist die Augenquernaht. Sie bildet zugleich auch die Farbgränze zwischen dem orangefarbenen Vorder- und dem braunschwarzen Hinterkopf und entspricht wahrscheinlich genau der Vordergränze des Occiput (vgl. Abb. 15, Occ). - Zu dem in Abb. 18a hineinprojizierten Kopfnervensystem muß angemerkt werden, daß die drei Gehirnnervenpaare hier insofern vereinfacht dargestellt sind, als diese auch in ihren basalen Abschnitten isolierte Einzelnerven darstellen (vgl. Abb. 31). Ferner ist das Frontalganglion ein wenig zu weit labralwärts eingezeichnet.

b) 1. Hauptlarvenstadium, Kopf ventral, senkrechte Aufsicht.

Abb. 19-23, aufeinanderfolgende Embryonalstadien von *Cantharis fusca* in Lateralansicht.

Abb. 19: Seitenansicht zum Stadium der Abb. 4, Amnion durchsichtig gedacht. Während am Apicalrand des Keimstreifs bereits jene bewegungswelle einsetzt, welche die Kopflappen (Kl) herauszuprägen beginnt, liegt der übrige Teil der primären Keimanlage noch unverändert an der Eiperipherie. Am Caudalende der primären Keimanlage hat die teloblastische Sprossungszone bereits einen Teil des sekundären Keimstreifs (Kstre) gebildet.

Abb. 20: Seitenansicht zum Stadium der Abb. 7, Amnion durchsichtig gedacht. Das Keimstreif-Vorderende ist nach Abschluß der ersten Kopflappen-Bildungsphase sehr mannigfach gefaltet: Vom Vorderrande der Apicalplatten (Ap) geht es zunächst bis zur Cerebralfurche (Cerf) dotterwärts, von hier über den kopflappenbereich (Kl) wieder empor bis zum vorderen Amnionrand und weiter bis zur Eioberfläche. Nach kurzzeitigem Verharren an der Peripherie beginnt bei Gr ein erneuter Abstieg, bis zu jener schwarzgehaltenen Region vor h. Amn., von der aus sich das Niveau des Keimstreifs abermals der Eioberfläche nähert. Der Keimstreif wird also im Bereich von v. Amn. bis Gr peripheriewärts, davor und dahinter aber gleichzeitig dotterwärts gedrängt, also gleichsam von einem Biegewerkzeug verformt, dessen U-förmige Matrize von der Eiperipherie dotterwärts und dessen Patrize entgegengesetzt wirkt. Die besondere Komplikation der hier vorliegenden Verhältnisse besteht nun darin, daß der Medianbereich des Keimstreifs von diesen Biegevorgängen

gen unberührt bleibt(vgl.Abb.7),während sich diese um so stärker bemerkbar machen,je weiter man auf dem Keimstreif lateralwärts gelangt.Ziel dieser Vorgänge ist die Herausbildung der Kopflappen.-Der Amnioporus(Verbindungslinie zwischen v.Amn und h.Amn,vgl.Abb.6)ist entstanden, indem sich der Bereich von v.Amn bis H(Abb.19)auf die Strecke von v.Amn bis h.Amn(Abb.19-20)verkürzt.

Abb.21 a-d:Entstehung und Einstülpung der Augennervenanlage in Lateralansicht,vgl.Beschreibung auf p.18,3.

Abb.21e:Seitenansicht zu Abb.13.Mit der Einstülpung der Augennervenanlage ist hier ein Vorgang abgeschlossen,an den äußerlich nur noch der Einstülpungsspalt(Sp)erinnert.Im Gnathocephalon-Bereich hat die Konzentration in longitudinaler Richtung eingesetzt,bei welcher die in Abb.21a-d sichtbaren,noch voneinander isolierten Pleurite des Mandibel- und des ersten Maxillensegmentes zur Occipitalanlage(Occa)verschmelzen und als solche dem Procephalon angelagert werden,während das Pleurit der zweiten Maxillen(Abb.21a-e und Abb.28b,Mx₂-Pl)als Anlage des Postoccipt zunächst dem Prothorax zugeschlagen wird.

Abb.21f:Seitenansicht zu Abb.14.Infolge Mediadverschiebung der Gehirnanlagen(vgl.Abb.12 mit Abb.14)hat sich der inzwischen geschlossenen und nur noch als flache Grube wahrnehmbare Einstülpungsspalt(Sp)der Augennervenanlage stark verbreitert.Dabei verflacht er mehr und mehr und wird schließlich völlig eingeebnet.Am Caudalrand dieses Spaltes erscheint als ektodermale Vorwölbung die Augenanlage(Au).-Die Occipitalanlage hat sich dem Procephalon noch enger angeschmiegt und beginnt schon dorsad auszuwachsen.Das Pleurit der zweiten Maxillen ist hingegen mediad eingestülpt(vgl.Abb.28b,Mx₂-Pl)und äußerlich nicht mehr sichtbar.

Abb.22:Latero-Frontalansicht eines Stadiums,das zeitlich zwischen Stadium der Abb.14 u.15 einzuordnen ist.Reversion und Rückenschluß.Im Kopfbereich wächst beim Rückenschluß die Occipitalanlage(Abb.21e,f,28b,Occa)zum Occiput aus(Abb.15,22,23,Occ),womit der letzte Schritt zur Vollendung der Kopfkapsel eingeleitet ist.Noch vor Vollendung des Rückenschlusses werden Gehirn und Unterschlundganglion aus der kopfregion in den Prothorax verlagert, füllen einstweilen aber den Kopfbereich noch prall aus.-Zwischen den Mandibeln erkennt man den auf dem Labium inserierten Eizahn.
Das sekundäre Dorsalorgan(sec.Dors)im Thoracalbereich des Embryo ist aus den zusammengefalteten Keimhüllen entstanden,die bis zum Stadium der Abb.14 bzw.21f die ganze Eioberfläche überziehen,vor Beginn der Reversion aber mit dem Eizahn aufgeschlitzt und - nachdem sich der Embryo aus ihnen befreit hat - dorsalwärts zusammengedrängt werden.Dabei kommt es zu einer Teilrotation des Embryo im Einnern,und zwar bewegt sich dieser zunächst soweit kopfvoran,bis der Vorderkopf aus seiner polaren Lage im Ei zur Mitte der angrenzenden Längsseite gelangt ist.Dann ändert der Embryo die Bewegungsrichtung und dreht sich entgegengesetzt,bis das Abdomenende ungefähr die-

selbe Region (von der entgegengesetzten Seite her) erreicht hat. Während die erste Bewegungsphase vorwiegend dazu dient, den Embryo aus den nach der Aufschlitzung sackförmig gestalteten Keimhüllen zu befreien, bewirkt die zweite nur noch eine Konzentrierung dieser Hüllen, die vom Abdomenende vor sich hergeschoben und so schließlich auf die Dorsalseite des Eies gedrängt werden. Wenn der Embryo dann wieder seine Ausgangslage erreicht hat, kann die Reversion beginnen.

Abb. 23: Seitenansicht zu Abb. 15. Die Entwicklung der Kopfkapsel ist vollendet. Die Extremitäten der Maxillensegmente sind miteinander verschmolzen und seit Stadium der Abb. 22 zu einem Syllabium ausgewachsen.

Abb. 24a-d, Mediosagittal-Schnitte durch aufeinanderfolgende Embryonalstadien von *Cantharis fusca*: Entwicklung des Stomodäums. Vergr. 1:570.

Abb. 24a: Stomodäum im Stadium der Abb. 11. Aus der primär dellenförmigen Stomodäalanlage ist eine Stomodäalgrube geworden, deren Vorderrand sich in die Regionen W_{1-3} zu differenzieren beginnt. Ent = vermuteter mesentodermaler Komplex, welcher der primär rein ektodermalen Stomodäalanlage angegliedert ist (vgl. p. 22, unten).

Abb. 24b: Stomodäum im Stadium der Abb. 12. Der Vorderrand des Stomodäums hat sich in die Regionen W_{1-3} aufgeteilt, von denen W_1 das Stomodäum, W_2 Frontalganglion und W_3 Recurrens und W_2 Entodermmaterial erzeugt. Der mesentodermale Teil der Stomodäalanlage beginnt am Caudalrand des Stomodäums zu einer Entoderm lamelle auszufließen.

Abb. 24c: Stomodäum im Stadium der Abb. 13. Die in Abb. 9-11 sichtbare, schwarz gehaltene, median und postoral liegende Fläche ist bereits völlig in die caudale Wand des Stomodäums einbezogen worden (vgl. p. 24, unten). Sofern sich diese Seite des Stomodäums jetzt noch verlängert, nimmt sie bereits Teile des Mandibularsternits in Anspruch. Zur Verlängerung der vorderen Wand des Stomodäums werden soeben die Labralanlagen aktiviert (vgl. p. 25). Der bei W_2 (Abb. 24b) vor dem Stomodäum entstandene Neuroblastenkomplex paßt sich dem auswachsenden Stomodäum weiterhin stets an, indem er sich - entsprechend dessen zunehmender Länge - mitstreckt. Im übrigen Nervensystem hat die Pilembildung begonnen. Fein punktierte Flächen = Neuroblastengewebe, darin eingefügte schwarze Regionen = Schnittflächen kommissuraler Pilemstränge.

Abb. 24d: Stomodäum eines Embryonalstadiums, das zeitlich zwischen Stadium der Abb. 14 u. 22 einzuordnen ist. Das Stomodäum ist bis X (Abb. 25) fertiggestellt, so daß weiterhin nur noch die Präoralhöhle ausgebildet zu werden braucht, was durch Auswachsen der Labral- und der Labialanlagen geschieht. Auch das stomatogastrische Nervensystem ist nahezu voll entwickelt und bereits in Frontalganglion und Recurrens unterteilt. - Die Neuroblastenkomplexe der beiden Gehirnanlagen berühren einander im prästomatalen Se-

reich und haben dort zur Ausbildung einer kräftigen Gehirnkommisur (Gk) geführt. Punktuierte Flächen = Neuroblastengewebe, schwarz gehaltene = Pilembereiche.

Abb.25: Lagebeziehungen des Nervensystems zum Stomodäum, im Stadium der Abb.15/23, dargestellt durch Übereinander projizieren eines Mediosagittal-Schnittes (auf dem Stomodäum, Frontalganglion und Recurrens sowie Gehirn- und Bauchmark-Kommisuren sichtbar werden - vgl. Abb.30b) und eines Parasagittalschnittes, dessen Verlauf in Abb.30b durch Pfeile markiert ist (und auf dem die Hauptmasse des Gehirnpilems und die konnektivalen Bereiche der Bauchmarkstränge erkennbar sind). Der Hinterrand des Kopfes ist durch jenen Wulst gekennzeichnet, der zwischen den Hinweisstrichen von Rec und Hz liegt. Das Gehirn ist also aus der Kopfkapsel bereits ausgewandert wie auch das übrige Nervensystem vom Ektoderm abgelöst. Der mit Fk bezeichnete Pilemstrang repräsentiert hier nicht nur die Frontalkonnektive, sondern auch die übrigen Gehirnnerven (vgl. Abb.31), welche in diesem Stadium nicht isoliert hervortreten. Die kommissuralen Pilemstränge sind - abweichend von Abb.24c,d - in das dunkel gehaltene Pilem als helle Aussparungen eingetragen; fein punktierte Flächen = Neuroblastengewebe. Vergr. 1:570.

Der besondere Wert von Abb.25 liegt darin, daß hier die Lagebeziehungen der vorderen Mandibelkommisur zum Gehirn deutlich werden, wobei es sich zeigt, daß K₁ zu Recht als Verwachsungsstelle von Gehirn und Bauchmark interpretiert wird. Die Schlundkonnektive müssen allerdings dann aus dem Bereich zwischen K₁ und K₂ hergeleitet werden und bestünden demnach aus Material, das dem Mandibulganglion zuzurechnen ist (vgl. Abb.31).

Abb.26a-d, Sagittalschnitte durch die Gehirnanlagen aufeinanderfolgender Embryonalstadien von *Cantharis fusca*. Vergr. 1:570. Infolge Verschiebung der Gehirnanlagen während der Entwicklung entsprechen diese Abbildungen einander nicht in jeder Beziehung.

Abb.26a: Längsschnitt durch die Gehirnanlage im Stadium der Abb.9 (siehe Pfeile in Abb.9). Beginn der Neuroblasten-Delamination, Cerebralfurche (Cerf) als deutliche Einsenkung ausgebildet.

Abb.26b: Längsschnitt durch die Gehirnanlage im Stadium der Abb.10 (siehe Pfeile in Abb.10). Die Gehirnanlage ist mehrschichtig geworden. Die Cerebralfurche hat sich verstärkt eingesenkt und dabei in unübersichtlicher Weise gefaltet.

Abb.26c: Längsschnitt durch die Gehirnanlage im Stadium der Abb.11 (siehe Pfeile in Abb.11). Bei anhaltender Neuroblastenvermehrung hat sich die Gehirnanlage in longitudinaler Richtung bereits deutlich verkürzt und zwar infolge dorso-caudad gerichteter Einrollung der Kopflappen-Vorderränder, wobei sich der Vorderrand der Gehirnanlage faltet.

Abb.26d: Längsschnitt durch die Gehirnanlage im Stadium der Abb.13 (vgl. Pfeile in Abb.13 u.30a). Nachdem die Gehirnanlage

vom Ektoderm abgelöst ist, setzt die Pilembildung ein. Die dorso-caudale Einrollung schreitet weiter fort, so daß die ursprünglich geradlinig dorso-vental orientierten Neuroblasten-Zellreihen nun bogenförmig verlaufen (vgl. Konturlinien vor Antn). Die Cerebralfurche verschwimmt wieder und ist nur noch am Verlauf der Neuroblasten-Zellreihen als schwache Kontur erkennbar. Die Gestalt des cerebralen Pilemflecks erklärt sich aus der Schnittführung (vgl. Abb. 30a).

Abb. 27a-c: *Cantharis fusca*, Blick auf die Vorderkante des Keimstreifs (Apical- bzw. Frontalansicht). Abb. 27a entspricht dem Stadium der Abb. 11, Abb. 27b dem der Abb. 12 und 27c dem der Abb. 14. Diese Darstellungen verdeutlichen die Beziehung der Gehirnanlagen zum Stomodäum und zueinander, sie zeigen, wie die Gehirnanlagen vor das Stomodäum gelangen, und wie sie einander dabei immer näher rücken, bis sie im Stadium der Abb. 22 in voller Breite zusammenstoßen und miteinander verwachsen. - Auch das Schicksal der Apicalplatten (Abb. 2, 9, Ap) und der Cerebralfurchen wird hier deutlich: Je mehr sich die Cerebralfurchen verengen, desto inniger lagern sich die Apicalplatten den Gehirnanlagen an (vgl. Abb. 27a, b), mit denen sie schließlich verschmelzen (27c). Dabei gelangen die apicalplatten definitiv in den Medianbereich der Gehirnanlagen, in dem die Gehirnkommisur entsteht. - Ferner zeigt sich, daß der zunächst nur dünnhäutige prälabrale Ektodermbereich, der in Abb. 27a, b zwischen Stom und Lbra liegt, später zu einem Teil der Kopfkapsel wird (vgl. Abb. 15, unpaare Fläche zwischen Occ und Lbra, Abb. 14 = mediane prälabrale Region).

Abb. 28 a u. b: *Cantharis fusca*, Dorsalansicht des freipräparierten Keimstreif-Vorderendes. Abb. 28a = Stadium der Abb. 10-11; Abb. 28b = Stadium der Abb. 13; dünnhäutige Kalotte (Kal) hier durchsichtig gedacht, so daß die Gehirnanlagen durchschimmern. - Der Kopflappenbereich des Embryo nimmt schon sehr frühzeitig räumliche Dimensionen an, indem sich - beginnend mit dem Stadium der Abb. 9 - dessen Lateralränder dorsalwärts emporwölben, so daß sich jederseits eine mit ihrem Scheitel laterad gerichtete, zur Mediane hin offene Kalotte bildet (Abb. 28a, Kal), in deren Zentrum die Augennervenanlagen entstehen (vgl. p. 18, 3). Die apicalwärts gerichteten Ränder dieser Kalotten gewinnen schließlich miteinander Verbindung (Abb. 28b) und bilden in diesem Stadium bereits ein primäres Hinterhauptloch (vgl. Abb. 28b, Kal), dessen definitive Ausführung jedoch erst entsteht, nachdem ringum noch der Occiputbereich angefügt worden ist (vgl. Abb. 21e, Occa). - Man beachte ferner auch die Einstülpung der Augennervenanlagen (vgl. Abb. 21e).

Abb. 29a, b: *Cantharis fusca*, Querschnitte durch das Stomodäum im Stadium der Abb. 24c (vgl. Pfeile in Abb. 24c: S_1 = 29a, S_2 = 29b). Vergr. 1:570. - In Abb. 29a ist die Wachstumsregion W_3 angeschnitten, von der die Zellen nach beiden Seiten, aber auch apicalwärts abgegeben werden. Die seitwärts abgegebenen Zellen verbleiben zunächst dichtgedrängt in der Wand des Stomodäums, rücken auf dieser aber caudalwärts und werden dabei nach und nach aus dem Stomodäum

in die Entodermmlamelle(Ent)abgedrängt.
Abb.29b zeigt eine weitgehend fertig ausgebildete Region desselben Stomodäum.

- Abb.30 a u. b: *Cantharis fusca*, Kopfflachschnitte, Vergr. 1:250.
- a) Stadium der Abb.13, Unterschlundganglion unvollständig, Kommissuren desselben z.T.schematisch ergänzt. Die entsprechend Abb.21e eingesenkten Augennervenanlagen liegen hier als knotenförmige Strukturen am Grunde des Einstülpungspaltes(Sp), wo sie zunächst dem Gehirn zuge schlagen werden. Die Pilembildung hat eingesetzt und im Gehirn zur Bildung des optischen Pilems(Öptpil) sowie einer Verdickung an der Einmündungsstelle des Antennen nervs(Antn)geführt.
 - b) Stadium, das zeitlich zwischen Stadium der Abb.14 u.22 einzuordnen ist. Kommissuren im Unterschlundganglion schematisch ergänzt; Augennervenanlage vereinfacht, schematisiert. Die Gehirnanlagen haben sich gegenüber 30a vergrößert und stärker mediad konzentriert. Auch die Pilembereiche sind angewachsen. Im Bereich der Augennervenanlage sind unübersichtliche Verhältnisse eingetreten.

Abb.31: *Cantharis fusca*, Gehirn und Unterschlundganglion einer verpuppungsreifen Larve, Latero-Frontal-Ansicht, Vergr. 1:100. Dieses Gehirn unterscheidet sich vom Gehirn der Primärlarve - abgesehen von der Größe - lediglich durch die stark kegelförmig vorragenden Ursprungsstellen der Gehirnnerven bzw. der Einbuchtung zwischen diesen(vgl. Abb.18a, Öschl). Die Lobi optici des Imaginalgehirns entstehen als Neubildungen erst in der Verpuppungsphase.

Abb.32: *Harmothoe spec.* (Polychaeta-Errantia, Aphroditidae), Nektochaeten-Stadium; oben Dorsal-, unten Ventralansicht, nach KORN(1958). Die Prototroch-Bewimperung wurde teilweise weggelassen, von der Dorsalansicht nur das Vorderende dargestellt und die dort eingezeichnete Gehirnanlage entsprechend KORNs Abb.8 modifiziert. Für die Abhandlungen in Kap.D₁ wäre eine Apicalansicht, auf der alle kopfanhänge und das Stomodäum gleichzeitig sichtbar sind, weit wünschenswerter gewesen als diese Doppelabbildung. Da jedoch eine solche Darstellung nicht verfügbar ist, wurde die Dorsalansicht der Nektochaete so über deren Ventralansicht projiziert, daß man von unten nach oben fortschreitend alle Bereiche der Episphäre kontinuierlich überblicken kann. Ist diese Abbildung auch nicht in jeder Hinsicht voll zufriedenstellend - insbesondere bleiben die Beziehungen der Gehirnanlagen zu den kopfanhängen teilweise noch unübersichtlich - so lassen sich daran doch die erörterten Probleme recht gut veranschaulichen. Die zur besseren Orientierung in die Dorsalansicht gestrichelt eingezeichneten Palpenanlagen sind eigentlich nur in der Ventralansicht äußerlich erkennbar.

Abb.33: *Harmothoe spec.*, Kopf des "Bodenstadiums", unten Ventral-, oben Dorsalansicht, nach KORN(1958), unverändert. In diesem späten Larvalstadium ist der Kopfbereich bereits weitgehend fertig ausgebildet, so daß mit Abb.32 u.33 an-

nähernd Beginn und Ende der Kopfentwicklung von Harmothoe einander gegenüberstehen und mithin ein guter Überblick über die Kopfentwicklung dieses Polychaeten möglich ist.

- Abb.34:Harmothoe imbricata und H.impar,Schema von keratophor (Palpophor)und Stylus der Medianantenne,deren rechter dorsaler Quadrant herausgeschnitten ist.Nach AKKESSON (1965),unverändert.
- Abb.35:Hypothetische Entwicklung des stomatogastrischen Nervensystems der Polychaeten und Deutung der Zusammenhänge zwischen diesem und dem übrigen Nervensystem,schematische Lateralansichten.Pfeile markieren Verwachungsstellen des Gehirns mit dem übrigen Nervensystem,dick punktierte Linien - auswachsende Verbindungsstränge bei einer solchen Verwachsung.Erläuterungen p.60.
- Abb.36 a u.b:Cantharis fusca,Mälfte eines Querschnittes im Stadium der Abb.10-11 durch:
a)die Antennenregion,zur Darstellung der antennalen Cölohmöhle(Antcoel),
b)das zweite Thoraxsegment,zur Darstellung der Cölohmöhle dieses Segmentes sowie des in die Extremitätenknospe (Thp₂)einwandernden Mesoderms(Mes)(vgl.p.48).
Beides Photographien,vergr.1:950.
- Abb.37:Palaemonetes(Crustacea-Decapoda),spätes Embryonalstadium, nach SOLLAUD(1923),zur Darstellung der äußerlich wahrnehmbaren Gliederung des Kopfnervensystems(Lob.opt,Ggl₁₋₃).

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

Ac	- Analcirrus	Lab	- Labium
Amn fu	- Amnionfurche	Lbr	- Labrum
Amnp	- Amnioporus	lbra	- Labralanlage
an.P	- animaler Pol	Lob.opt	- Lobus opticus
Ant	- Antenne bzw. Antennen- knospe	Ma	- Medianantenne
Antn	- Antennennerv bzw. dessen Anlage	Mes	- Mesoderm
Antpil-	den Antennen zugeordneter Bereich des Gehirnpilems	Md	- Mandibel
Ap	- Apicalplatte	Mdn	- Mandibelnerv
Au	- Auge bzw. Augenanlage	Mh	- Mittelhirn
Augn	- Augennerv bzw. dessen Anlage	Msp	- Medianspalt
Bg _{1,2}	- 1., 2. Bauchmarksganglion	Mx _{1,2}	- 1. bzw. 2. Maxille
Bkn _{1,2}	- Bauchmarkskonnektiv	Mx _{1,2n}	- Nerv der 1. bzw. 2. Maxillen
Cerf	- Cerebralfurche	Mxp ₁₋₃	- 1.-3. Maxilliped
Clyp	- Clypeus	Mx _{1,2Pl}	- Pleurit der 1. bzw. 2. Maxillen
Cm	- Coxomerit der 1. Maxille	N	- Nerv
Coel	- Cölo-	Nbl	- Neuroblasten
Dot	- Dotter	Occ	- Occiput
Dr	- Drüsenöffnung	Occa	- Occipitalanlage
E	- Elytre	Oeg	- Ösophagealganglion
Ekt	- Ektoderm	Optpil	- den Augen zugeordne- ter Bereich des Ge- hirnpilems
Ent	- Entoderm	Oschl	- Oberschlundganglion
F _{1,2}	- Furche 1, 2	P	- Palpus
Fg	- Frontalganglion	PR	- Primitivrinne
Fga	- Frontalganglion-Anlage	Prot	- Prototroch
Fk	- Frontalkonnektiv	Rec	- Nervus recurrens
Geh	- Gehirn	Sa	- seitliche Antenne
Gehn	- Gehirnneuroblasten	Schl	- Schlundkonnektiv
Ggl ₁₋₃	- Ganglion 1-3	Schorg	- Scheitelorgan
Gk	- Gehirnkommisur	sec. Dors-	secundäres Dorsalor- gan
Gka	- Gehirnkommisur-Anlage	Sp	- Einstülpungsspalt der Augennerven
Gr	- Grenzregion zw. der pri- mären Keimanlage u. dem durch Sprossung entstan- denen Keimstreifbereich	Stn	- stomatogastrischer nerv
H	- Hinterende, caudale Begren- zung der Keimanlage	Sty	- Stylus
h. Amn	- hintere Amnionfalte	Stom	- Stomodäum
h. Amnh-	hintere Amnionhöhle	Stoma	- Stomodäalanlage
HZ	- Herzschlauch, Kopfaorta	Tc	- Tentakelcirrus
Int	- Intercalarregion	Thg _{1,2}	- 1. bzw. 2. Thoracalgan- gion
K ₁₋₃	- 1.-3. Kommissur des Bauch- marks	Thp	- Thoracopod
KA	- Keimanlage	Th _{1,2Pl}	- Pleurit des 1. bzw. 2. Thoracalsegmentes
Kal	- laterad gewölbter kalot- tenartiger Bereich der Kopflappen	Tr	- Trachee
Ker	- Kerato-(Palpo-)phor	Ueschlg	- Unterschlundganglion
Kl	- Kopflappen	V	- Vorderende, apicale Be- grenzung d. Keimanlage
Kstr	- Keimstreif	v. Amn	- vordere Amnionfalte
Kstre	- keimstreif-Hinterende	Vc	- Ventralcirrus
		veg. P	- vegetativer Pol
		Vh	- Vorderhirn
		W ₁₋₃	- Wachstumszone 1-3
		Wz _{1,2}	- 1. bzw. 2. Wurzel der Schlundkonnektive

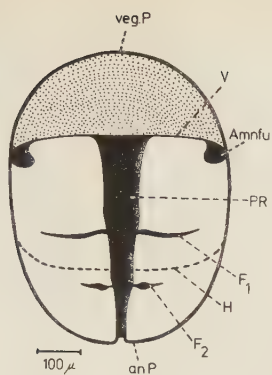


Abb.1

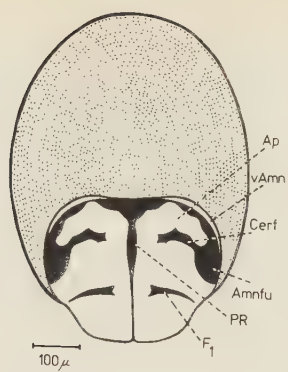


Abb.2

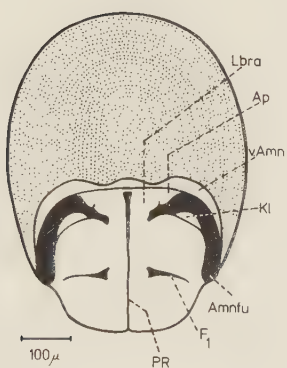


Abb.3a

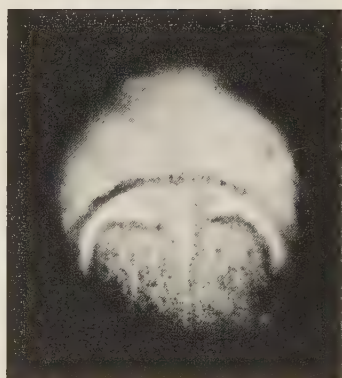


Abb.3b

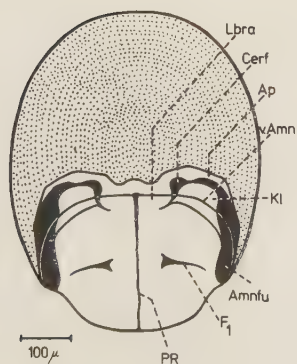


Abb.4

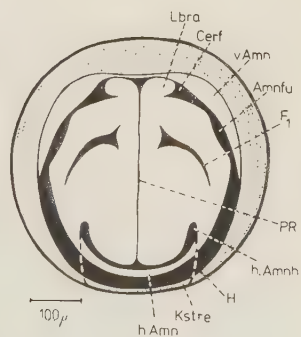


Abb.5

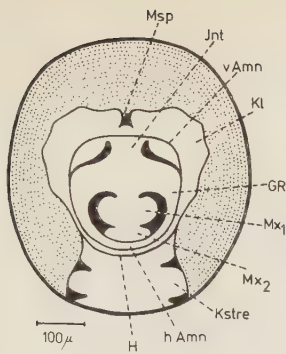


Abb.6

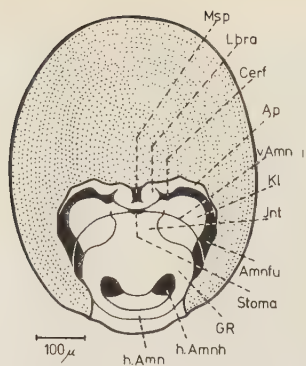


Abb.7

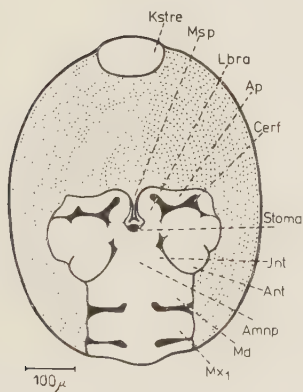


Abb.8a

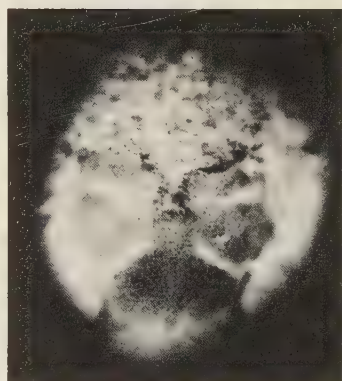


Abb.8b

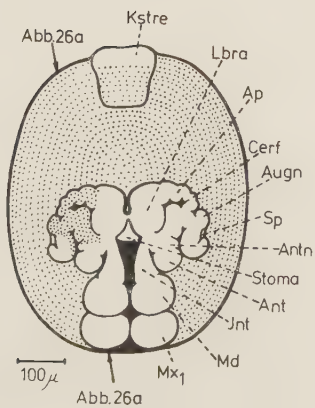


Abb.9a

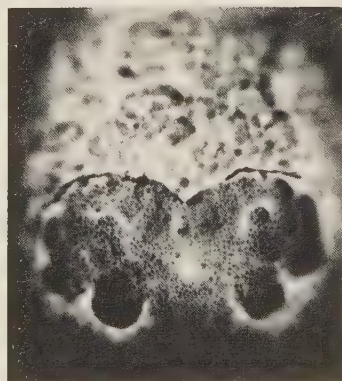
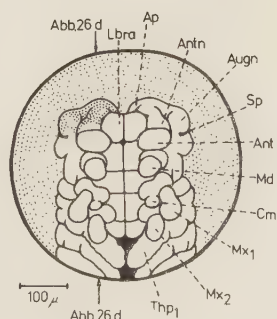
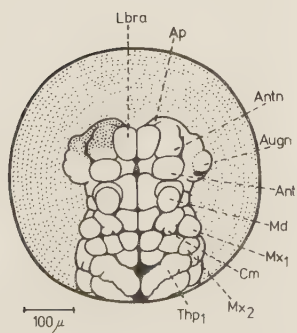
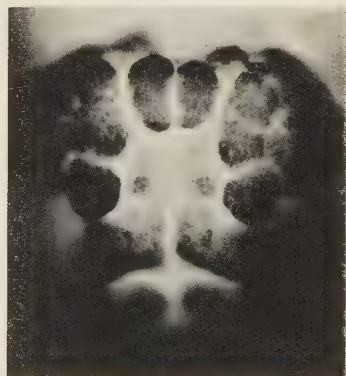
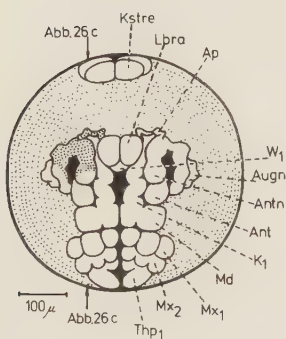
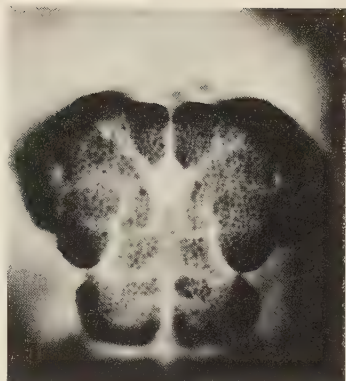
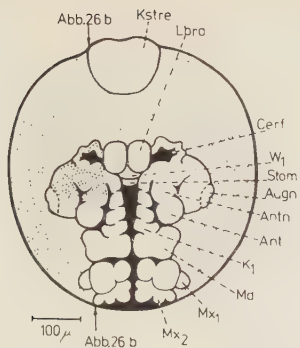


Abb.9b



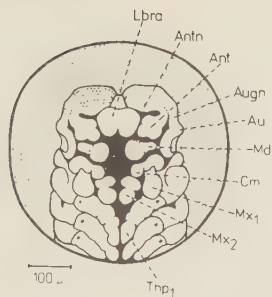


Abb.14

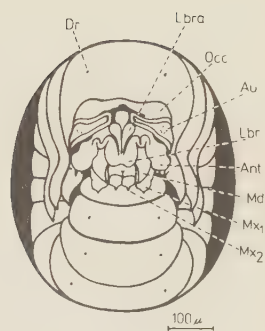


Abb.15

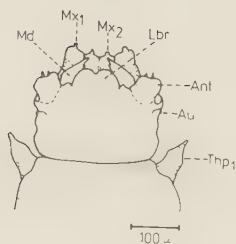


Abb.16

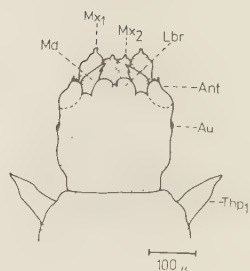


Abb.17

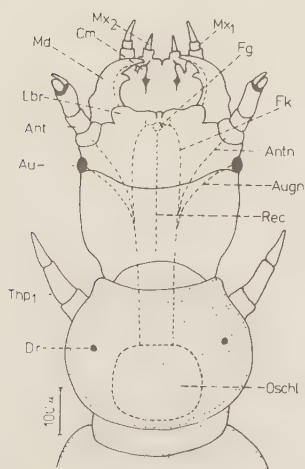


Abb.18a

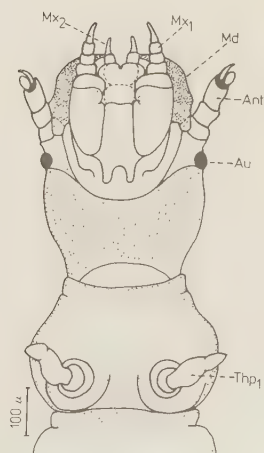


Abb.18b

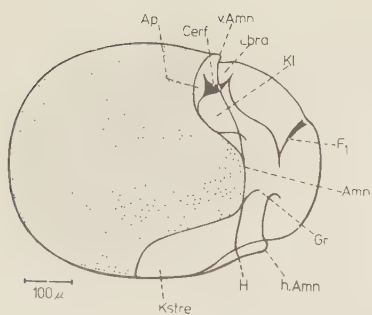


Abb.19

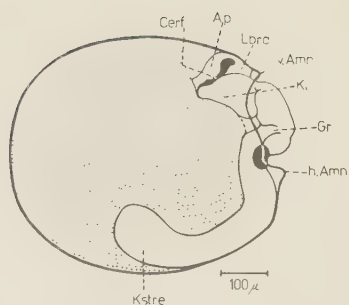


Abb.20

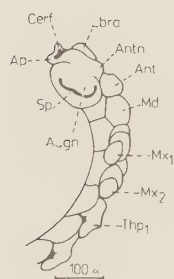


Abb.21a



Abb.21b

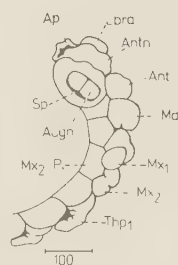


Abb.21c

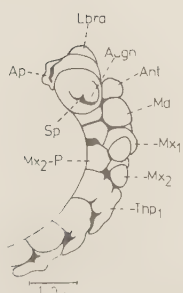


Abb.21d

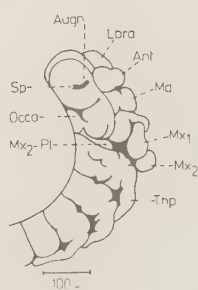


Abb.21e

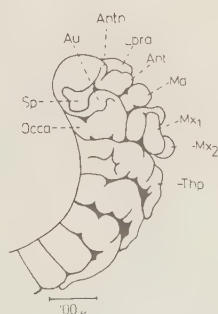


Abb.21f



Abb.22

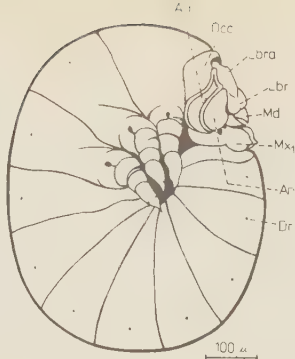


Abb.23

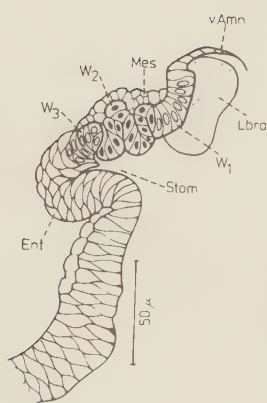


Abb.24a

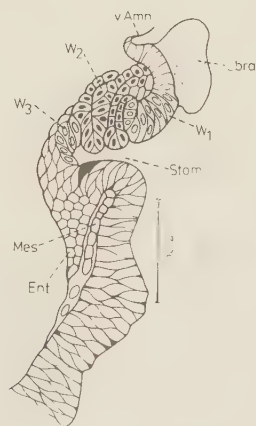


Abb.24b

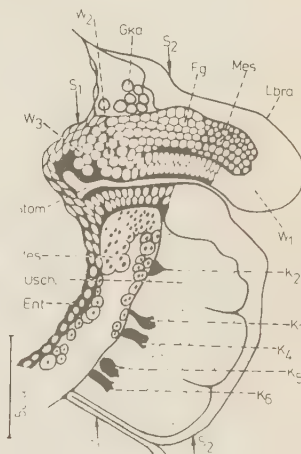


Abb.24c

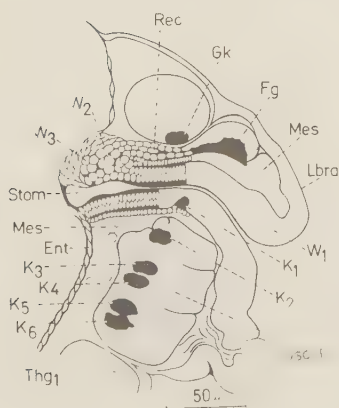


Abb.24d

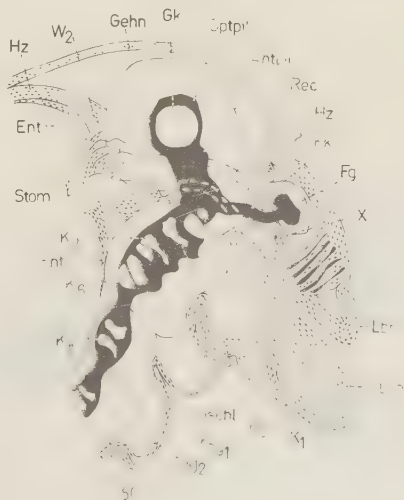


Abb.24e

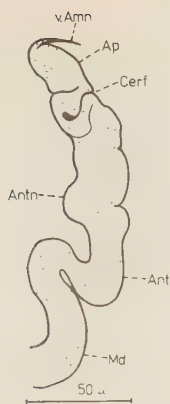


Abb.26a

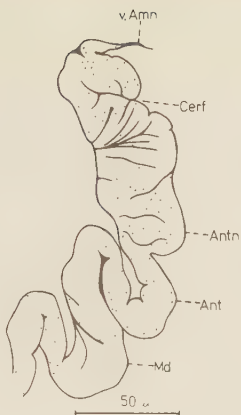


Abb.26b

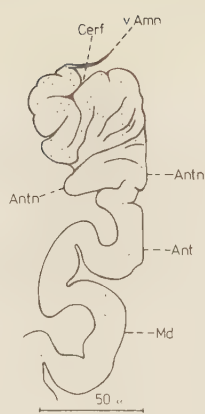


Abb.26c

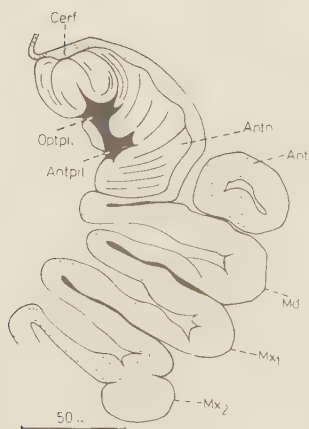


Abb.26d

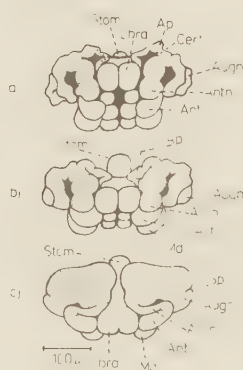


Abb.27a-c

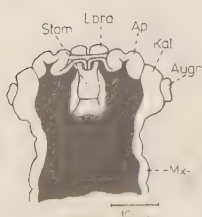


Abb.28a

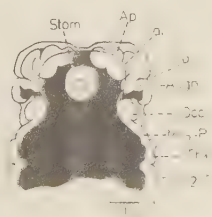


Abb.28b

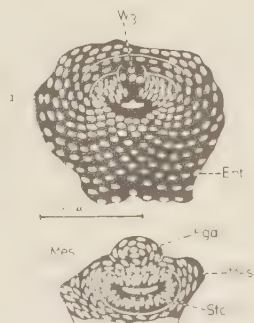


Abb.29a, b

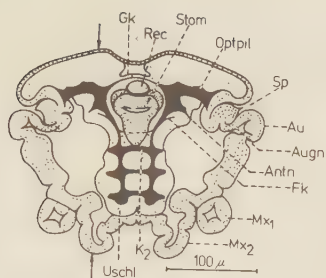


Abb.30a

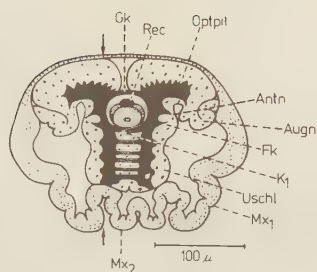


Abb.30b

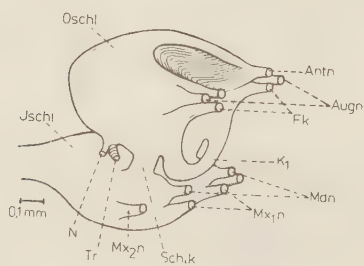


Abb.31

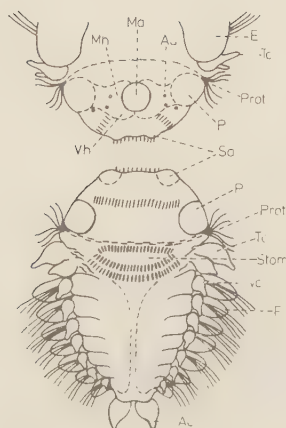


Abb.32

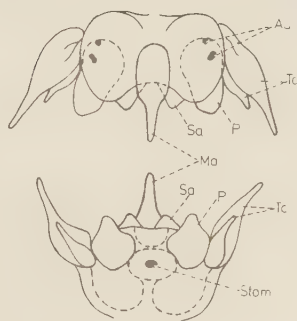


Abb.33

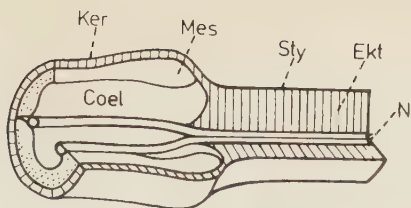


Abb.34

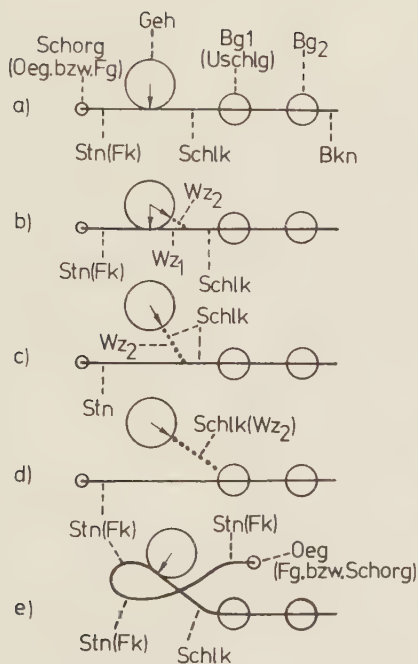


Abb.35a-e

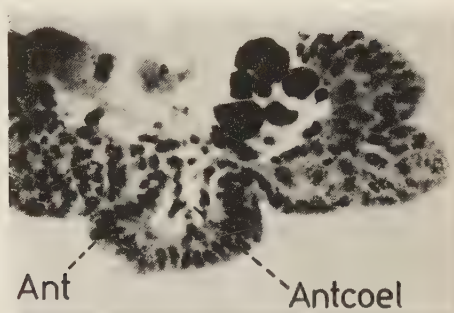


Abb.36a

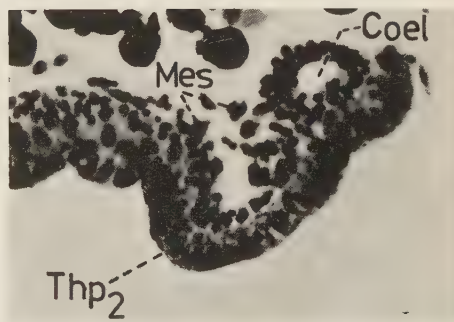


Abb.36b

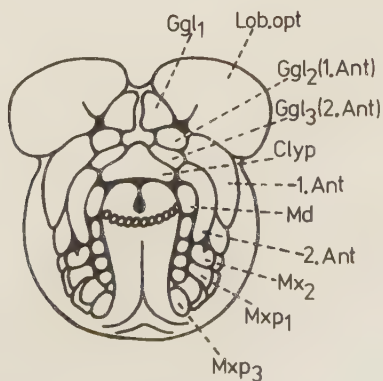


Abb.37

LEBENS LAUF

Geboren am 16.7.1937 in Ulrichsdorf, Kr. Gumbinnen (Ostpr.).
1944 Übersiedlung nach Westdeutschland, neuer Wohnsitz: Fröndenberg, Kr. Unna (Nordrhein-Westfalen).

Bildungsgang:

Volksschulzeit bis 1952, Lehrzeit als Maschinenschlosser
1952-1955, Abendkurse der Berufsaufbauschule Unna 1953-1956
(Fachschulreife), Ganztagsstudium am "Oberhausener Institut zur
Erlangung der Hochschulreife" 1957-1959 (Reifezeugnis).

Universitätsstudium der Biologie:

WS 1959/60 und SS 1960 in Mainz (Prof. H. MISLIN, Zoologie; Prof.
W. TROLL, Botanik; Prof. F. STRABMANN, Chemie).
WS 1960/61 bis SS 1968 in Giessen (Zoologie: Prof. W. E. ANKEL und
Prof. H. SCHERF; Botanik: Prof. D. v. DENFFER, Prof. L. STEUBING, Prof.
R. KNAPP; Chemie: Prof. F. KRÖHNKE, Prof. W. P. NEUMANN, Prof. J. GOSSELCK).

Fröndenberg-Ardey, 1969

Erwin Hapke

